ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

NEUVIÈME SÉRIE

TOME XIV

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain
—
1911

β

86e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XIV. Nos 1 à 4.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

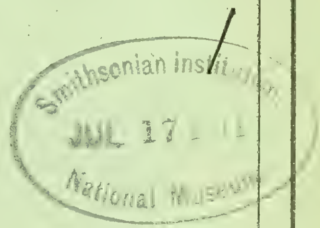
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIV. — Nos 1 à 4.



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1911

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juin 1911.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

RECHERCHES ANATOMIQUES ET HISTOLOGIQUES

SUR LA

CAVITÉ PALLÉALE ET SES DÉPENDANCES CHEZ LES BULLÉENS

Par Rémy PERRIER et Henri FISCHER

INTRODUCTION.

Nous avons été amenés au présent travail par le dessein de faire l'étude de la morphologie et de l'histologie du rein des Opisthobranches et d'étendre à ce groupe de Mollusques les recherches publiées par l'un de nous (1) sur les Prosobranches.

Nous sommes arrivés à ce résultat, que le rein de ces animaux, très constant au point de vue de ses connexions et de sa constitution dans toute l'étendue du groupe, ne se prêtait pas à des considérations morphologiques aussi importantes que pour les Gastéropodes Prosobranches. Par contre, comme il est entièrement logé, chez un grand nombre d'Opisthobranches, dans le plafond de la cavité palléale, nous avons été conduits à étendre nos recherches aux organes palléaux voisins, qui nous ont montré nombre de points mal connus ou même passés jusqu'ici tout à fait inaperçus et présentant cependant un intérêt non douteux. C'est là l'origine de cette étude.

Au point de vue histologique notamment, tout était encore à faire, les ouvrages antérieurs ne nous donnant que quelques renseignements tout à fait isolés et pour la plupart absolument incomplets ou même inexacts. Nous les mentionnerons au fur et à mesure que s'en présentera l'occasion ; ils ne sau-

(1) R. Perrier (89). — *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein chez les Gastéropodes Prosobranches* (Ann. des Sc. nat., VIIe sér., t. VIII).

raient trouver place dans une étude historique d'ensemble. Si l'on s'en tient au point de vue anatomique, les Tectibranches, et plus spécialement leurs organes palléaux, ont été l'objet de très nombreuses recherches, et l'on a peine à s'expliquer que le sujet, au moins pour ce qui concerne l'anatomie proprement dite, ne soit pas épuisé. Nous verrons qu'il n'en est rien, et que, même à ce point de vue, il comportait encore de nombreuses lacunes, que nous aurons au moins contribué à combler.

A vrai dire, un seul mémoire, celui de Gilchrist (**94**), traite spécialement des organes palléaux. Mais son titre : « *Contribution à la connaissance de l'arrangement, de la corrélation et de la fonction des organes palléaux des Tectibranches* » montre le but plutôt théorique que s'est proposé l'auteur. Il n'en fournit pas moins, bien entendu, une foule de renseignements intéressants, sur lesquels nous reviendrons en détail, de même que nous aurons à discuter les conclusions générales auxquelles il a été conduit.

Il faut signaler aussi le mémoire de F. Bernard (**90**) *sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches*, où il donne quelques détails importants se rapportant aux Opisthobranches : c'est à lui que nous sommes redevables en particulier des seules observations histologiques vraiment précises relatives aux organes palléaux de ce groupe ; mais il s'intéresse surtout aux éléments neuro-épithéliaux, et c'est principalement l'osphradium qu'il a fait connaître avec quelque détail.

Les autres travaux qui nous intéressent se rapportent à l'anatomie d'ensemble des Opisthobranches, et, si les organes de la cavité palléale ont été, comme il convenait, pris en considération, il semble que l'attention des auteurs, attirée dès l'abord par l'importance justement prédominante de l'organisation interne, ait été quelque peu détournée de ce qui avait rapport aux organes palléaux. La ressemblance évidente qu'ils montrent avec ceux des Prosobranches paraissait, d'ailleurs, enlever à l'étude de ces organes tout intérêt de quelque importance.

Notre intention n'est pas de traiter ici de façon étendue de l'historique de ces travaux. Le lecteur trouvera dans le mémoire de Guiart (**01**) un exposé assez complet de la

question pour que nous puissions nous dispenser d'y revenir. Nous signalerons seulement ici les principaux mémoires qui touchent au sujet du présent travail.

Cuvier (**1810**) est le premier qui ait donné une vue d'ensemble de l'anatomie des Bulléens, dans son mémoire « sur les Acères ». Il désigne en fait, sous ce nom, l'ensemble des « Gastéropodes sans tentacules apparents », et il n'y est question d'aucune des espèces de notre genre *Acera*. Ses recherches se rapportent aux 5 espèces suivantes, que nous désignons sous les noms qui leur reviennent dans la nomenclature actuelle : *Philine aperta*, *Scaphander lignarius*, *Bulla ampulla*, *Haminea hydatis*, *Doridium depictum*. On y trouve, mais naturellement avec de nombreuses lacunes, la description assez exacte d'un assez grand nombre de points de l'anatomie de ces animaux.

Beaucoup plus tard, en 1865, apparaît un autre travail d'ensemble sur les Opisthobranches, dans le premier volume de la *Fauna der Kieler Bucht*, de Meyer et Möbius. Mais parmi les Tectibranches, ces auteurs n'étudient que 3 formes ; ils en donnent d'excellents dessins, se rapportant à peu près exclusivement aux caractères extérieurs ; l'anatomie interne n'est par contre que très brièvement traitée.

Les recherches de Vayssière (**80** et **85**) sur *l'Anatomie des Mollusques de la famille des Bullidés* et sur les *Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille* ouvrent la période moderne des recherches anatomiques sur les animaux qui nous occupent. Nous aurons à nous référer fréquemment à ces deux mémoires.

Vient ensuite l'important travail de Pelseneer intitulé *Recherches sur divers Opisthobranches* (**94**), où l'auteur n'a pas étudié moins de 12 espèces de Bulléens (abstraction faite des Ptéropodes Thécosomes). Mais, sans se préoccuper de fournir une description systématique des types qu'il étudie, il se contente de donner des notes tout à fait succinctes sur un certain nombre de points isolés de l'organisation : d'où de nombreuses lacunes, sans doute volontaires, l'auteur s'étant donné surtout pour but d'arriver à des conclusions phylogéniques, et ne s'étant vraisemblablement occupé que des points qui pouvaient étayer ses discussions à ce point de vue.

Il faut encore, dans ce court aperçu général, mentionner la belle *Monographie des Aplysies du golfe de Naples*, publiée par Mazzarelli (**93**), à l'occasion de laquelle l'auteur a été amené, pour établir les rapports zoologiques des Aplysies, à examiner un bon nombre d'autres Opisthobranches ; il y fournit par suite quelques données sur leur anatomie, données qu'il a complétées ultérieurement dans toute une série de courtes notes (1894-1903).

Le mémoire d'Aug. Köhler (**94**) sur les *Siphonaires* est riche, lui aussi, d'aperçus intéressant la généralité des Tectibranches et mérite d'être signalé ici.

Après le mémoire de Guiart, nous n'avons plus à citer comme travail important que les recherches de R. Bergh sur les Mollusques, publiées dans la série des *Résultats scientifiques* [des] *Voyages dans l'Archipel des Philippines de* C. Semper. Le titre en est fort trompeur ; car Bergh, au lieu de se contenter de décrire les espèces des Philippines, fort peu nombreuses d'ailleurs pour ce qui concerne les Tectibranches, y étudie en fait tous les Mollusques de ce groupe qu'il a pu se procurer de tous les points du globe, et en particuler nombre de spécimens d'Europe. La partie relative aux Tectibranches comprend les quatre derniers fascicules, publiés de 1900 à 1902. L'ordre en est en quelque peu troublé par le fait que l'auteur a cru devoir compléter, en cours d'impression, ses premières données par celles qu'il a pu retirer de l'examen d'envois ultérieurs. On y trouve une multitude de documents étudiés avec la conscience que le regretté malacologue de Copenhague a apportée à toutes ses recherches. Malheureusement tous ces documents sont donnés de façon très fragmentaire, sans que l'auteur ait paru se préoccuper d'établir les homologies d'une forme aux formes voisines, ni de rechercher les connexions d'un organe avec les organes voisins ; les figures très schématiques, et ne reproduisant en général que des organes ou des fragments d'organes isolés, sont fréquemment indéchiffrables, et, dans son chapitre général, les organes palléaux ne sont caractérisés qu'en quelques lignes et de la façon dont pourrait les envisager un traité élémentaire de zoologie. Il en résulte que la lecture du mémoire ne donne aucune idée d'ensemble. Il n'en contient pas moins un

grand nombre d'observations sur lesquelles nous insisterons au moment voulu.

Les animaux que nous avons étudiés proviennent pour une grande partie de la Station zoologique de Naples, qui a bien voulu préparer spécialement, pour nous, en vue de l'étude histologique, un certain nombre de spécimens. Nous avons également puisé dans la collection du Muséum d'histoire naturelle de Paris, que M. le professeur Joubin nous a libéralement ouverte; nous avons pu nous y procurer des formes intéressantes et d'une conservation très suffisante, au moins pour l'examen anatomique. Enfin nous avons reçu du Laboratoire maritime du Muséum d'histoire naturelle à Tatihou, et du Laboratoire de la Société scientifique d'Arcachon, un certain nombre d'espèces des côtes de France, dont nous avons pu étudier les représentants vivants.

Les tissus, mis en coupes, ont été presque toujours traités par l'hématoxyline d'Ehrlich et l'éosine, de façon à obtenir des résultats comparables. Nous nous sommes limités pour le moment à l'étude des éléments épithéliaux et glandulaires, nous réservant de revenir ultérieurement, dans un autre travail, sur l'étude des organes sensoriels et nerveux.

La première partie de ce mémoire est consacrée à la description monographique de la cavité palléale dans les genres les plus primitifs du groupe des Tectibranches, les genres *Acteon*, *Aplustrum*, *Scaphander*, *Acera*. La seconde partie, qui sera très prochainement publiée, comprendra, outre la description des autres formes du groupe, les conclusions générales et les considérations systématiques et phylogéniques auxquelles elles conduisent.

Nous avons cru devoir, pour la clarté de l'exposition, traiter complètement de la description de chaque type particulier, renvoyant la bibliographie et, le plus souvent aussi, les discussions aux notes mises au bas des pages, où se trouve indiquée la part qui revient, dans la connaissance des divers points étudiés, à chacun des auteurs qui nous ont précédés.

DÉFINITIONS

DISPOSITION GÉNÉRALE DE LA CAVITÉ PALLÉALE ET DES ORGANES PALLÉAUX CHEZ LES TECTIBRANCHES.

La cavité palléale présente, chez tous les Bulléens (1), des caractères très constants, au moins en ce qui concerne la disposition générale des parties différenciées et des organes qu'on y rencontre, et on peut en étudier les grands traits dans un aperçu d'ensemble, qui nous permettra de définir et de dénommer les principaux organes dont nous aurons à faire l'étude comparative.

La **fente**, ou **ouverture palléale**, est reportée sur le côté droit de l'animal, en raison de la détorsion, qui est, comme on le sait, une des caractéristiques essentielles des Opisthobranches Tectibranches. Cette détorsion peut être, comme nous le verrons, plus ou moins accentuée : mais, même dans les formes qui sont à cet égard les plus primitives, c'est-à-dire dans celles qui s'éloignent le moins de la disposition prosobranche, la fente palléale a déjà acquis, dans une certaine mesure, sa situation latérale, et, malgré les quelques variations qu'il peut y avoir à cet égard, nous pouvons, sans inconvénient, définir la position des parties d'après leur place réelle, dans l'immense majorité des Tectibranches, par rapport à l'animal, et plus spécialement par rapport à sa portion céphalo-pédieuse où la symétrie bilatérale primitive est conservée; les désignations ainsi comprises différeront par contre, bien entendu, de celles qui s'appliquent aux parties homologues chez les Prosobranches. C'est ainsi que, pour donner un exemple, la *commissure antérieure* de la fente palléale, répondant au point où le manteau vient s'attacher à la masse viscérale, correspond à la *commissure gauche* de la fente palléale des Prosobranches.

(1) Nous entendons ici le mot *Bulléens* au sens que lui a donné LAMARCK en 1819 (*An. s. vert.*, VI, 2, p. 27) : ce même groupement a été ultérieurement désigné sous les termes absolument synonymes de *Cephalaspidea* (P. FISCHER, *Manuel de conchyliologie*, 1883, p. 550), et de *Bullacea* (R. BERGH, 1902, p. 326).

Cette commissure antérieure (fig. C, *pilier commiss. ant.*), qui n'offre point de particularité spéciale, est en rapport avec le bord columellaire du dernier tour de la coquille. Par contre, la disposition de la commissure postérieure est assez spéciale, en raison d'une modification du manteau qui se retrouve chez tous les Bulléens et qui est assez caractéristique de ce groupe. Elle n'est d'ailleurs, comme le montre la comparaison des deux croquis de la figure A, qu'une exagération de ce qui

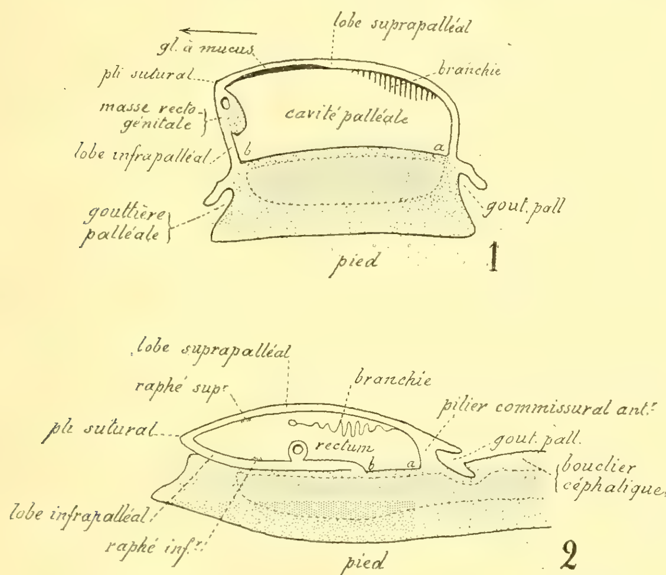


Fig. **A**. — Coupes schématiques, parallèles à la fente palléale d'un Prosobranche (**1**) et d'un Bulléen (**2**). — *a*, *b*, les deux lignes d'attache du manteau (Voir le texte).

s'observe chez les Prosobranches, et plus spécialement chez les Prosobranches Monotocardes ; chez ces derniers en effet, par exemple chez le Buccin (fig. A *1*), le rectum est rejeté sur le côté droit de la cavité palléale, et, au-dessus de lui, le plafond palléal présente un pli parallèle à la ligne d'attache du manteau (*b*), parallèle aussi à la suture de la coquille, et qu'on peut appeler le *pli sutural*. Dans les Bulléens, cette région suturale, devenue postérieure par suite de la rotation de la cavité palléale vers la droite, s'est fortement étirée en arrière, le pli sutural s'écartant de plus en plus de la ligne (*b*) suivant laquelle le manteau vient s'attacher à la masse viscérale. Ce pli sutural sépare

ainsi le manteau en deux lobes, l'un supérieur, ou dorsal, l'autre inférieur, revenant en avant ; nous les nommerons respectivement *lobe suprapalléal* et *lobe infrapalléal*.

En d'autres termes tout se passe comme si le plafond palléal, fortement pincé par le pli sutural, s'était couché en arrière (par comparaison avec les Prosobranches, sur le côté droit du corps) dans la direction de la flèche de la figure A *1*.

Le lobe suprapalléal double ainsi à lui seul intérieurement la paroi palatale du dernier tour de spire de la coquille ; c'est par lui qu'est exclusivement formé le plafond de la cavité palléale. Au contraire, le lobe infrapalléal n'est plus du tout en relation avec la coquille, et sa face externe répond à la masse viscéro-pédieuse avec laquelle elle se soude. Le plancher de la cavité palléale est par suite formé, d'une part par le plancher primitif, paroi dorsale de la masse viscérale (fig. A *2*, *ab*), d'autre part par le lobe infrapalléal, celui-ci étant d'ailleurs très développé par rapport au plancher primitif, qui est au contraire très exigu.

Le lobe suprapalléal, dans les formes primitives, ne dépasse pas sensiblement le bord libre de la coquille, vis-à-vis duquel il se comporte à peu près comme cela se passe chez les Prosobranches. Au contraire, le lobe infrapalléal se projette plus ou moins notablement au delà de ce bord et il forme une expansion (fig. B) qui vient s'appuyer sur le tour précédent de la coquille (1) et le revêt sur une plus ou moins grande étendue. Nous l'appelons *expansion palléale épicochléaire*.

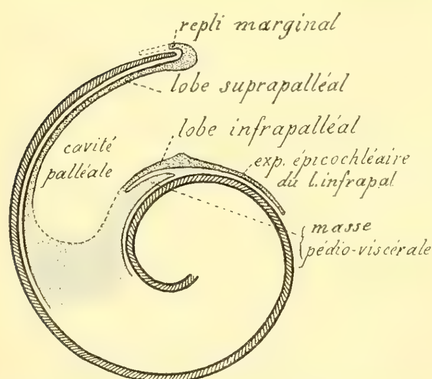


Fig. B. — Coupe schématique d'un Bulléen, perpendiculaire à la fente palléale, montrant les expansions épicochléaires.

Cette expansion est d'ailleurs fréquemment divisée en deux

(1) Plus exactement, il s'appuie sur la portion initiale du dernier tour, faisant immédiatement suite à l'avant-dernier tour.

parties par une crête plus ou moins contournée, située en arrière, et que nous appellerons *crête interlobulaire* (fig. C). La partie qui précède cette crête, beaucoup plus développée, et

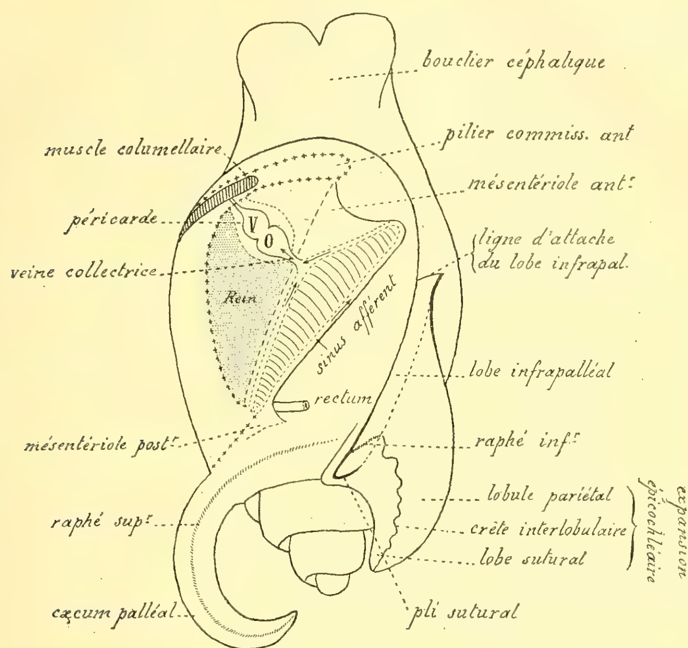


Fig. C. — Disposition schématique des organes palléaux chez les Bulléens (il faut lire *lobule sutural* au lieu de *lobe sutural*). — ++++++, limite de la cavité palléale; ...., ligne d'attache de la lame branchiale.

s'appuyant sur la partie ventrue de la coquille, est le *lobule pariétal* ; la partie postérieure, qui s'épanouira, dans les formes les plus évoluées, sur l'apex de la coquille, mais qui, dans les formes primitives, ne dépasse pas le niveau de la suture, recevra le nom de *lobule sutural*. Elle est, en effet, en rapport étroit avec le pli sutural, d'autant plus que le lobule en question, au lieu de s'arrêter au niveau de ce pli, se continue très légèrement au delà, le long de l'extrême bord postérieur du lobe suprapalléal, de telle façon qu'il embrasse les deux lèvres du pli sutural.

Dans les formes plus évoluées, où l'enveloppement de la coquille par le manteau est très avancé, ce lobule sutural, en s'étendant sur l'apex de la coquille, contribuera dans une large

mesure à cet enveloppement, auquel prend part de son côté le lobe suprapalléal. Celui-ci, en effet, déborde le labre de la coquille et se réfléchit à sa face externe, de façon à former un *repli marginal* (fig. B), assez étroit dans les formes primitives, mais se développant dans les autres, au point que la coquille se trouve partiellement ou même totalement recouverte par les dépendances du manteau.

Il peut arriver que, dans certaines formes, le pli sutural soit, sur une certaine longueur, échancré, de telle sorte que le lobe suprapalléal, au niveau de cette échancrure, reste séparé du lobe infrapalléal. Il se forme ainsi entre les deux une fente, qui sert de porte de sortie à la cavité palléale, et qui, dans certains cas, a des lèvres nettement différenciées. On peut garder à cette fente le nom de *sinus cloacal* ou de *fente cloacale*, déjà donné par quelques auteurs.

Le **rectum** est fixé au lobe infrapalléal (fig. A 2), situation morphologique conforme à celle qui existe chez les Monotocardes, où il est attaché au manteau ; elle ne paraît différente qu'en raison de la disposition spéciale du lobe infrapalléal, qui fait paraître le rectum attaché au plancher de la cavité palléale.

Le **conduit génital**, qui, chez les Prosobranches, était lui aussi fixé au manteau, à droite du rectum, est au contraire, chez les Tectibranches, compris dans la masse viscérale. Il se voit d'ailleurs immédiatement sur le plancher proprement dit de la cavité palléale, dont il occupe la plus grande partie. Ce déplacement est sans importance et ne présente aucune difficulté d'interprétation.

La **branchie** est l'organe le plus saillant et le plus immédiatement visible de la cavité palléale. Bien qu'on l'ait longtemps, et même assez récemment encore, décrite comme une branchie bipectinée, elle est, par sa structure, fort différente de la branchie bipectinée des Diotocardes. Elle est infiniment plus simple, et, dans les formes primitives tout au moins, elle résulte uniquement du plissement d'une lame unique horizontale, qui n'est autre elle-même qu'un repli du feuillet interne

du manteau (1). C'est, suivant l'expression de AUG. KÖHLER, une *branchie plissée*.

Dans les formes plus élevées, elle se modifie à la vérité, et se présente comme formée de feuillets placés d'un côté seulement ou des deux côtés d'une lame commune. Elle est alors (1) vraiment et doit être nommée à juste titre *unipectinée* (*Gastropteron*) ou *bipectinée* (*Pleurobranchus*) ; mais, même dans ces formes plus complexes, qui d'ailleurs se déduisent facilement de la forme plissée, la structure reste plus simple que dans les Prosobranches Diotocardes ; les deux types ne sont vraiment comparables qu'au point de vue de la forme extérieure ; tout au moins doit-on les considérer comme ne dérivant pas l'un de l'autre, leur ressemblance étant due à un phénomène de convergence.

Si, pour la commodité de la description, on néglige, pour un moment, les plissements de la lame branchiale, on peut lui reconnaître la forme d'un triangle allongé, dont la base (fig. C), oblique d'avant en arrière et de droite à gauche, coïncide avec sa ligne d'attache sur le manteau, tandis que le sommet opposé se projette en une pointe libre, dirigée à droite vers la fente palléale et pouvant même faire plus ou moins saillie en dehors de celle-ci. La ligne d'attache commence en avant, sensiblement au pilier musculaire qui forme la commissure antérieure de la fente palléale. A son angle postérieur, la lame branchiale passe en écharpe sur le rectum, et va se terminer sur le lobe infrapalléal, immédiatement en arrière du rectum.

(1) VAYSSIÈRE (**80**) a déjà certainement reconnu la véritable structure de la branchie, qu'il décrit très brièvement chez le *Doridium Meckeli* (p. 90) ; mais il faut avouer que ni sa description ni sa figure ne sont très explicites. BERNARD (**90**) a bien vu aussi, sans doute possible, que la branchie était une lame plissée, mais, s'attachant davantage aux considérations histologiques qu'à la morphologie de l'organe, il semble qu'il n'ait pas suffisamment attiré l'attention sur ce point important et sa description nécessite, pour être bien comprise, une lecture attentive. Ces obscurités expliquent que, après ces auteurs, on ait encore décrit la branchie des Tectibranches comme bipectinée, sans préciser qu'elle est différente de celle des Troques, ou même en la lui comparant [BOUVIER (**93**), p. 65 ; Id. (**93** *a*), p. 2 ; PELSENEER (**94**), p. 8 ; BERGH (**00-02**), *passim*]. AUG. KÖHLER (**94**) a donné le premier très explicitement, avec quelque détail et de bonnes figures, l'histoire exacte et précise de la morphologie comparée de la branchie des Tectibranches, dans son mémoire sur l'anatomie de la Siphonaire ; GILCHRIST (**94**), est arrivé aux mêmes conclusions.

(1) D'après AUG. KÖHLER (**94**), p. 74.

C'est par là qu'elle se met en communication avec le sinus périrectal, d'où vient le sang qui irrigue la branchie.

Le sinus branchial afférent suit le bord libre postérieur de la branchie jusqu'à la pointe libre de celle-ci. Les voies branchiales efférentes sont un peu plus compliquées pour la raison suivante : au lieu que, chez les Prosobranches, le cœur est placé à l'extrémité postérieure de la branchie, la veine collectrice qui ramène le sang de la branchie au cœur part, au moins chez les *Tectibranches* primitifs, d'un point situé sur le côté gauche de la branchie, et vers son milieu.

Par suite, le sinus efférent de la partie postérieure de la branchie suit la ligne d'attache de celle-ci et y court sensiblement parallèle au sinus afférent. La veine efférente de la partie antérieure suit au contraire le bord libre antérieur de la branchie pour se continuer directement jusqu'à la veine collectrice. Le sang y suit un trajet inverse de celui du sang afférent dans cette région de la branchie (voir les flèches, dans la figure C).

Abstraction faite de son mode de plissement, la lame branchiale des Tectibranches est exactement placée comme celle qui supporte la branchie chez les Prosobranches primitifs (Pleurotomaire, Haliotis, Troque) : chez les Troques en particulier et chez les formes voisines, que l'existence d'une branchie unique rapproche davantage des Tectibranches, cette lame, sur chacun des côtés de laquelle sont insérées les lamelles branchiales, forme une cloison horizontale, divisant la cavité palléale en deux étages superposés. Cette cloison s'attache au manteau par ses deux bords latéraux, d'un côté au voisinage de la limite gauche de la cavité palléale, de l'autre parallèlement au rectum, à gauche de celui-ci. C'est en somme, malgré les apparences, ce qui est entièrement réalisé chez les Bulléens, sauf que, en raison de la modification signalée plus haut pour le manteau, la seconde ligne d'attache se trouve reportée sur le lobe infrapalléal ; mais les connexions avec le rectum restent identiquement les mêmes.

Les plissements branchiaux sont placés entre le sinus afférent et les sinus efférents. Ces plis sont d'allure sinusoïdale, c'est-à-dire que les plis sortants d'un côté de la lame branchiale correspondent à des plis rentrants de l'autre côté, et inversement. Il en résulte

que les plissements se voient sur l'une et l'autre face, d'où l'apparence bipectinée que présente cet organe, mais qui est bien différente de la disposition des Diotocardes, où il existe de véritables feuillets distincts placés de part et d'autre d'un axe médian. Les plis de premier ordre sont, à leur tour, modifiés par des plis secondaires, ou plis de second ordre, présentant eux-mêmes parfois des plis encore plus petits, ce qui complique singulièrement l'aspect de la branchie. Vers la partie postérieure les plis deviennent beaucoup plus petits et en même temps bien plus simples.

Le plissement n'intéresse pas toute l'étendue de la lame branchiale ; toute la région antérieure, placée en avant du sinus efférent antérieur, reste plane, remplie d'ailleurs de lacunes où se fait peut-être aussi l'hématose. On peut laisser à cette partie le nom de *mésentériole antérieur* que lui a donné Bergh (**00-01**, *passim*), et qui correspond bien à l'aspect qu'elle présente (fig. C) ; mais il faut comprendre que ce n'est pas une bride d'attache ayant une autonomie particulière, et qu'elle est la continuation même de la branchie. De même, la portion qui passe comme une arche de pont sur le rectum pour aller se mettre en relation avec le sinus périrectal est dépourvue de plissements ; on peut l'appeler *mésentériole postérieur*, bien qu'elle soit bien moins étendue et bien moins individualisée.

La ligne d'attache de la branchie divise nettement le plafond palléal en deux régions : une région gauche, ou *prébranchiale*, et une région droite, ou *postbranchiale*. La région prébranchiale comprend, en arrière, le **rein**, logé tout entier dans le plafond de la cavité palléale, et occupant tout l'espace compris entre le fond de celle-ci et la ligne d'attache de la branchie. En avant est le **cœur**, logé dans son *péricarde*, et précédé lui-même par une portion du manteau ne présentant pas de trait caractéristique ; cette portion du plafond palléal est libre de glandes bien caractérisées; elle est creusée, au contraire, de nombreuses lacunes dont la valeur respiratoire ne paraît pas douteuse.

La région postbranchiale du manteau, qui ne renferme pas d'organes essentiels, est, par contre, fort intéressante par le développement de nombreux organes glandulaires très variés,

et ne se prêtant pas à une description générale ; ces organes correspondent par leur ensemble à la glande à mucus des Prosobranches, mais n'ont pas la constance de position et de structure de celle-ci.

La région postérieure de la cavité palléale, comprise entre la branchie et le pli sutural, présente une disposition très particulière. Elle se prolonge, en effet, vers le côté gauche de l'animal (morphologiquement en arrière), en un diverticule formant un tube terminé en cæcum, et que l'on peut appeler le **cæcum palléal.**

L'ouverture de ce cæcum dans la cavité palléale, très nettement délimitée, est comprise entre le pli sutural, en arrière, qui se prolonge jusqu'à son extrémité, et le rectum, en avant. Au niveau, en effet, où le rectum sort de la masse viscérale pour devenir visible, en courant sur le lobe infrapalléal, le manteau lui reste soudé sur une certaine longueur et il se forme ainsi une sorte de promontoire s'avançant vers la fente palléale, et séparant l'entrée du cæcum de la cavité palléale proprement dite.

Tout le long du cæcum, courent deux *bandes ciliées* (1), l'une sur la face dorsale, l'autre sur la face ventrale ; elles sont formées toutes les deux par un épithélium élevé, très régulier, dont les cellules portent de hauts et puissants cils vibratiles. Elles se continuent, au delà de la base du cæcum palléal, dans la cavité

(1) Nous renvoyons aux chapitres consacrés aux diverses espèces étudiées les notes bibliographiques relatives aux observations, sporadiques et d'ailleurs toujours incomplètes, auxquelles ont donné lieu les bandes ciliées. Un seul auteur, August Köhler (**94**, p. 5, fig. 3), a donné de ces bandes ciliées une description à peu près complète, au moins au point de vue anatomique, et, par une singulière rencontre, cette description s'applique à un Mollusque, la Siphonaire, dont la position zoologique a été très discutée, et que les recherches de Köhler paraissent avoir définitivement rangé parmi les Tectibranches, où il occupe d'ailleurs une place un peu à part. Il est curieux, bien que son attention ait été attirée sur ce point et qu'il ait étudié à titre comparatif la cavité palléale d'un certain nombre d'Opisthobranches, que cet auteur n'ait pas retrouvé immédiatement les bandes en question, pourtant faciles à voir, et que les trois dessins qu'il donne du plafond palléal de trois Opisthobranches ne les mentionnent pas. Si on en juge toutefois par une simple phrase qui termine un court appendice à son travail, il a peut-être vu cette conformation, chez *Acteon* et chez *Scaphander*, au cours d'un nouvel examen, dont il n'a malheureusement pas publié les résultats.

palléale elle-même, jusqu'au bord du manteau. Elles courent l'une sur le plancher, l'autre sur le plafond; comme nous savons d'ailleurs que, dans cette région, le plancher palléal est formé par le lobe infrapalléal, il est clair que les deux bandes appartiennent bien l'une et l'autre au manteau.

Les bandes ciliées occupent la crête de bourrelets plus ou moins saillants, que nous appellerons respectivement *raphé supérieur* et *raphé inférieur*. Comme les bandes ciliées, les deux raphés s'étendent dans toute la longueur du cæcum, en s'atténuant de plus en plus vers l'extrémité close de celui-ci, et ils se prolongent d'autre part sur le plancher et le plafond de la cavité palléale.

Les deux raphés courent parallèlement l'un à l'autre, sans se correspondre absolument, le raphé supérieur étant un peu en avant du raphé inférieur. Ils n'en déterminent pas moins dans le cæcum deux rampes juxtaposées, mais communiquant entre elles par une fente continue, dans laquelle battent constamment les cils vibratiles des deux bandes, presque affrontées l'une à l'autre. Disons tout de suite, pour fixer les idées, que nous avons pu, comme on le verra plus loin, établir par des observations sur le vivant (1) (*Scaphander*, *Haminea*), que ces bandes ciliées sont essentiellement chargées d'assurer la circulation de l'eau dans la cavité palléale et notamment sur les branchies.

L'épaisseur des raphés est occupée par un tissu lacunaire, de sorte qu'un sinus sanguin s'étend au-dessous de la bande ciliée correspondante, et se continue même dans les points où le raphé fait une saillie à peine sensible. Le sinus du raphé inférieur est particulièrement développé, ce qui rend ce raphé beaucoup plus proéminent que l'autre.

Constant chez tous les Bulléens, le cæcum palléal peut se présenter sous trois types fort différents :

1° Dans les formes les plus primitives, le cæcum est *libre* ; il se présente sous la forme d'un tube longuement conique, qui devient indépendant du reste du corps, et s'enroule dans la coquille, parallèlement à la masse viscérale sur laquelle il

(1) Voir notre note aux *C. R. Acad. des Sc.*, 4 juillet 1910.

s'appuie, mais sans se souder à elle. Cette disposition a, comme il était naturel, frappé sans peine les observateurs, et c'est la seule forme de cæcum qui ait été décrite, si bien qu'on considérait le cæcum palléal comme l'apanage de certains genres de Bulléens ; il était au contraire réputé manquer à la plupart des représentants de ce groupe, alors que son existence est, comme nous l'avons reconnu, tout à fait constante.

2° Dans un second type, le cæcum est *adhérent*, c'est-à-dire qu'il se soude avec la masse viscérale et s'enroule avec elle ; il l'accompagne quelquefois jusqu'à l'extrémité même du tortillon.

3° Enfin dans une dernière forme, que nous appelons *cæcum exogyre*, le cæcum palléal est profondément modifié. Au lieu de s'enrouler en hélice, comme la masse viscérale, et parallèlement à elle, il est complètement dévié et s'enroule en une spirale subplane ; il se dirige, en tournant, en arrière, vers la commissure suturale, et c'est dans le voisinage de celle-ci qu'il se termine en cul-de-sac. Le raphé inférieur, que porte le plancher du cæcum, suit le même trajet spiral ; arrivé à la base du cæcum, dans la cavité palléale proprement dite, il continue son enroulement, et, après un tour presque complet, il revient se terminer au bord libre du sinus cloacal. Ce raphé détermine un disque, qui fait fortement saillie à la partie postérieure du plancher de la cavité palléale, et il est bordé en avant par une profonde excavation où se loge la branchie. Le raphé supérieur a la même forme. Tous les deux portent une très large bande ciliée. L'intérieur du disque ainsi limité est occupé, aussi bien à la face supérieure qu'à la face inférieure, par une forte glande à mucus très différenciée ; on peut l'appeler la *glande discoïde*.

Genre **ACTEON**, Montfort 1810.

Acteon tornatilis L.

La dénomination de cette espèce ne donne lieu à aucune difficulté : le *Voluta tornatilis* Linné (1767) n'est, il est vrai, que vaguement décrit dans la 12e édition du *Systema Naturæ*, p. 1187 ; mais, dès 1777, Pennant (*British Zoology*, p. 101 ; pl. LXXI, fig. 86) l'a correctement figuré sous le même nom. Quant au nom générique *Acteon*, il a été clairement défini, en 1810, par Denys de Montfort (*Conchyliologie systématique*, t. II, p. 315 : *Acteon tornatilis*), tandis que la création du genre synonyme *Tornatella* Lamarck ne date que de 1816.

Nous renvoyons, pour la synonymie d'*Acteon tornatilis*, aux « Mollusques marins du Roussillon », par Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, Paris, 1882-1886, p. 510; pl. LXVI, fig. 15-16. La première représentation de l'animal est due à Philippi (*Wiegmann's Archiv*, 1841, pl. V, fig. 10).

Leach, Adams, etc., ont écrit le nom *Actæon*, comme étant plus conforme à l'orthographe latine du personnage mythologique connu. Mais le mot Acteon existe en grec. Denys de Montfort dit expressément « Acteon en latin », et malgré l'extrême vraisemblance, il n'est pas absolument certain que ce nom ait représenté pour lui celui du berger grec.

Il est naturel de prendre comme point de départ de cette étude l'organisation de l'Actéon, puisqu'on le considère, à juste titre, comme l'une des formes les plus primitives du groupe des Tectibranches. Nous verrons que le genre *Aplustrum* présente, lui aussi, une organisation très archaïque; mais nous avons pu étudier soigneusement l'*Acteon tornatilis* sur des échantillons assez nombreux, provenant de la Station zoologique de Naples; l'un d'entre eux, notamment, que la Station, sur notre demande spéciale, avait très aimablement préparé avec un soin tout particulier, présente un état de conservation parfait, permettant des recherches histologiques très précises. Nous avons ainsi pu faire une étude approfondie des Actéons, beaucoup mieux que pour *Aplustrum*, dont nous n'avions que des spécimens hâtivement jetés dans l'alcool.

Au point de vue de la cavité palléale, l'*Acteon* présente déjà tous les caractères des Opisthobranches: **la fente palléale** a, en effet, une orientation nettement latérale; elle s'ouvre sur le côté droit, et le bord libre du manteau, comme le labre de la coquille, auquel il est strictement lié, a une direction longitu-

dinale, sensiblement antéro-postérieure. La commissure antérieure de la fente palléale est formée par un pilier charnu vertical, le *pilier commissural antérieur*, reliant le plafond palléal au plancher formé par la masse viscérale (Pl. I, fig. 2 et 3, *c.a* et fig. D du texte).

En avant de cette commissure, qui est située à droite de la tête, commence la *gouttière palléale* supracéphalique, qui court, en suivant le bord de la coquille, vers la gauche, et croise transversalement la région céphalique, recouverte par deux lobes charnus, élargis en forme d'ailes : les *lobes céphaliques* (Pl. I, fig. 3, *l. céph.*).

La cavité palléale résulte de l'approfondissement de cette gouttière ; chez l'*Acteon*, cette cavité est particulièrement vaste, et elle y présente des dimensions relatives qui ne seront atteintes chez aucun autre représentant du groupe des Bulléens.

Si on cherche à déterminer la limite de cette cavité, à partir de la commissure antérieure, on voit la ligne qui constitue cette limite se diriger en avant et à gauche, pour atteindre le muscle columellaire et le suivre exactement sur une certaine longueur. Ladite ligne court ainsi parallèlement au bord libre antérieur du manteau, le muscle columellaire ayant, en ce point, la forme d'une mince bandelette, comprise entre la gouttière palléale supracéphalique et la cavité palléale (fig. D). Après un certain trajet, la ligne limite, continuant son mouvement tournant, abandonne le muscle columellaire et se dirige définitivement en arrière, en passant au delà du péricarde, qui reste ainsi tout entier inclus dans le plafond palléal, par delà le rein, tout entier logé lui aussi dans le manteau ; puis, contournant la partie postérieure du rein, elle revient vers la droite, près de la naissance du rectum, point où se trouve l'entrée du cæcum palléal.

Ce **cæcum** (pl. I, fig. 1 et 2, *C*) est l'une des formations les plus caractéristiques du manteau des Actéons, et il a tout naturellement frappé les observateurs qui ont étudié ces Mollusques (1). C'est un diverticule long et étroit de la partie postérieure de la

(1) Bouvier (**93** a), p. 2 du tirage à part. — Pelseneer (**94**), p. 5 ; fig. 1, 6, 9. — Bergh (**02**), p. 313, 316. — Guiart (**01**), p. 70 ; pl. I.

cavité palléale, qui s'enroule suivant au moins deux tours de spire, parallèlement au tortillon de la masse viscérale. Sa section, sur les spécimens conservés dans l'alcool, est toujours fortement aplatie dans le sens dorso-ventral (fig. J, p. 51), et est limitée par deux arêtes, l'une antérieure, l'autre postérieure; cette dernière se continue directement par le pli sutural. Nous reviendrons plus tard sur la structure histologique de ce cæcum. Signalons seulement pour l'instant la présence, à son intérieur, de deux crêtes longitudinales, le suivant dans toute sa longueur et se continuant dans la cavité palléale, et que nous décrirons sous le nom de *raphés*.

Les deux lobes du manteau, *lobe suprapalléal*, *lobe infrapalléal*, sont bien nettement indiqués. Ils se rejoignent en arrière par le *pli sutural*, qui se continue sans interruption jusqu'au bord palléal (Pl. I, fig. 1 et 2, *ps*). Il n'existe pas, autrement dit, de *sinus cloacal*.

Le lobe suprapalléal correspond au labre de la coquille, et il est nettement arrêté au niveau du bord libre de celle-ci, présentant lui-même un bord libre légèrement renflé, que nous désignons sous le nom d'*ourlet marginal*; au-dessus de lui et sur toute sa longueur règne un étroit *repli marginal*, qui se recourbe, à l'état d'extension de l'animal, contre le labre de la coquille et vient doubler, sur une largeur d'ailleurs minime, la face externe de celle-ci.

Le lobe infrapalléal (Pl. I, fig. 1, *lip*), qui forme la partie postérieure du plancher palléal, répond inférieurement à la masse viscéro-pédieuse, à laquelle il se soude largement.

Il se projette au delà du bord libre du lobe suprapalléal en une forte dent à pointe aiguë (*ep*), qui s'étale sur la partie correspondante de la coquille. C'est la première indication de l'*expansion épicochléaire*, qui, se développant de plus en plus dans les Tectibranches plus évolués, arrivera, concurremment avec une expansion analogue du lobe suprapalléal, à recouvrir partiellement ou même totalement la coquille. Cette saillie dentiforme, très charnue, mais terminée par un bord tranchant, est nettement divisée en deux parties par une crête très proéminente (*cr*), qui vient aboutir à la pointe de

la dent; elle présente, sur les animaux conservés dans l'alcool, de fortes sinuosités assez irrégulières. C'est la *crête interlobulaire*, séparant la saillie dentiforme en deux parties: l'une antérieure, *lobule pariétal* (*lp*); l'autre postérieure, *lobule sutural* (*ls*). Le premier est fort étendu et se continue jusqu'à l'extrême limite antérieure du lobe infrapalléal, au point où il vient

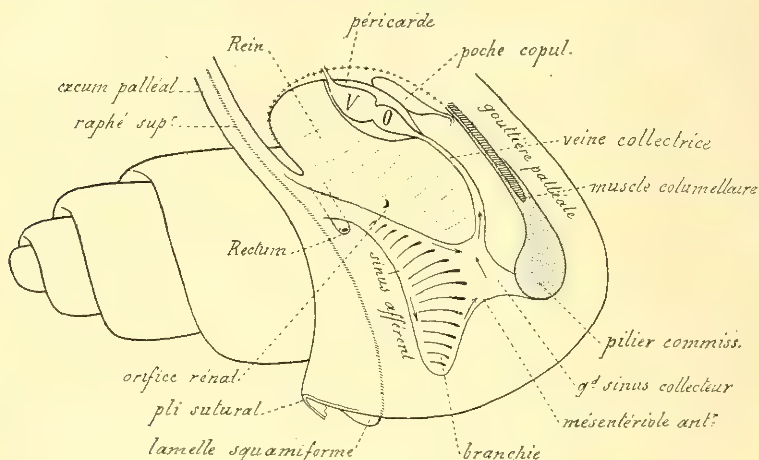


Fig. D. — Schéma général de la disposition des organes palléaux d'Actéon, supposés vus par transparence. — ++++, limite postérieure de la cavité palléale.

s'unir à la masse viscérale. L'autre n'atteint pas encore le pli sutural et s'arrête en mourant à quelque distance de celui-ci.

Tandis qu'ailleurs on observe une ligne de démarcation nette entre le lobe infrapalléal et son expansion épicochléaire, — en ce sens qu'il existe entre eux un bourrelet saillant formant une lèvre inférieure à cette partie de la fente palléale, et qu'en outre les surfaces respectives forment un angle dièdre plus ou moins prononcé, — ici, une semblable démarcation n'existe pas: les deux surfaces se continuent directement sans changement d'orientation, et il n'y a, entre les deux, aucun bourrelet continu de séparation.

Il semble cependant y avoir une différenciation histologique, les glandes qui abondent dans le lobe infrapalléal proprement dit ne se continuant pas sur l'expansion épicochléaire.

Branchie; cœur; rein. — La branchie, qui résulte, comme chez tous les Tectibranches, du plissement d'une lame bran-

chiale, est très allongée ; elle se divise en deux parties (Pl. I, fig. 2, *Br* et *Br'*) qui se continuent l'une par l'autre, mais en faisant entre elles un angle bien prononcé. La partie postérieure est dirigée obliquement d'arrière en avant à partir de l'origine du cæcum (nous préciserons tout à l'heure ses connexions en ce point). La partie antérieure est au contraire nettement dirigée vers la droite, c'est-à-dire directement vers le bord libre du manteau ; cette partie est, de la sorte, manifestement transversale, et non point longitudinale comme on l'a toujours représentée jusqu'ici (1), direction qui ne diffère pas, en définitive, de celle qu'elle affecte chez les Scaphandres et chez d'autres Tectibranches, nettement opisthobranches.

La ligne d'attache de la branchie au manteau est une ligne presque droite, allant en diagonale et partant près du pilier commissural antérieur pour aboutir à la base du cæcum, dans lequel elle pénètre, mais sur une très faible longueur.

L'autre bord de la lame branchiale est libre, et se divise en deux parties, aboutissant l'une et l'autre à la pointe branchiale. Sur le bord postérieur court le *sinus branchial afférent* (fig. 2, *v. a. br*, et fig. D du texte) ; il part de la base de la branchie, où il tire son origine du sinus périrectal, et s'étend d'un bout à l'autre de l'organe ; il occupe, en définitive, le bord libre de la lame branchiale, jusqu'à la pointe libre, où il va naturellement en s'atténuant.

A partir de la pointe, le bord libre de la lame branchiale s'infléchit en avant de façon à former une courbe très prononcée et va se terminer sur le manteau, tout près du pilier commissural antérieur. Dans cette région tout à fait antérieure, la lame branchiale ne présente pas de plissements : c'est le *mésentériole* de Bergh (pl. I, fig. 2, *mes. br*).

C'est avec ce mésentériole que sont en rapport les voies branchiales efférentes, bien plus complexes que les voies afférentes, et qu'on peut décrire brièvement comme suit. En somme, le mésentériole est occupé par une vaste lacune, qu'on peut appeler le *grand sinus collecteur* (fig. 3, *s. col*) ; il est surtout bien caractérisé sur une partie de son trajet, où il forme une

(1) Pelseneer (**94**), fig. 6, et Guiart (**01**), pl. I.

apparence de vaisseau bien visible de l'extérieur. C'est dans ce sinus collecteur que viennent aboutir les sinus branchiaux efférents : l'un de ces sinus (*v. e. br*) occupe le bord antérieur de la pointe libre branchiale ; l'autre (*v. e'. br*) longe la partie postérieure de la branchie, et, logé entre celle-ci et le rein, court le long de la ligne d'attache de la lame branchiale.

C'est à l'extrémité antérieure du rein que ces deux sinus viennent confluer avec le sinus collecteur. De là enfin part une grande *veine collectrice* (*v. col*), qui va charrier tout ce sang hématosé jusqu'au cœur, qu'elle atteint en contournant exactement le rein sur le côté gauche de celui-ci.

Le **cœur**, enfermé dans son péricarde, est logé entièrement dans le plafond de la cavité palléale, et même à une distance

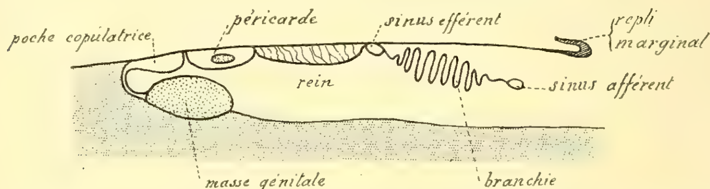


Fig. E. — Section verticale schématique de la cavité palléale d'Actéon, menée perpendiculairement à la fente palléale.

appréciable du fond de cette cavité ; entre lui et ce fond, se trouve logée la *poche copulatrice* (fig. D et E), de forme ovale, qui passe du plancher au plafond en remontant verticalement contre le fond même. Le cœur est placé immédiatement au côté gauche du rein, qui le dépasse notablement en arrière.

Le **rein** lui-même (fig. 3, *R*, et fig. D), qui a la forme d'une poche ovoïde, large, mais très aplatie, est, lui aussi, tout entier logé dans le manteau. Son orifice (*or*), en forme de fente transversale, est placé un peu en avant de son milieu, sur le bord droit, tout près de la branchie.

Il nous reste à préciser un point que nous avons jusqu'ici laissé de côté et qui présente cependant quelque intérêt ; il s'agit des rapports de la base de la branchie tout à fait en arrière, notamment de ses connexions avec le rectum, et des rapports du sinus branchial afférent avec le sinus périrectal.

Le rectum (fig. 3, *J*) est attaché au lobe infrapalléal, qui forme

en cette région le plancher de la cavité palléale, et on le voit, quand on soulève la branchie, adhérant à ce plancher sur une assez grande longueur; immédiatement en avant de lui est la masse annexe de l'appareil génital, qui forme une énorme protubérance (*G*), saillante sur le plancher palléal, et courant parallèlement au rectum, jusqu'au fond de la cavité palléale, où elle reçoit le canal de la poche copulatrice.

En arrivant au voisinage du rectum, la lame branchiale se rétrécit de façon à se terminer presque en pointe. Elle passe sur le rectum, sans lui adhérer, et le recouvre de façon à ne laisser paraître que l'extrémité anale, qui dépasse un peu son

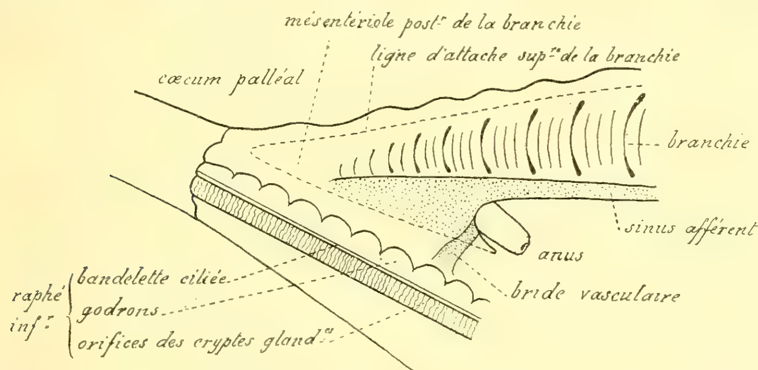


Fig. F. — *Acteon tornatilis.* — Figure demi-schématique, montrant les rapports de la pointe postérieure de la lame branchiale. La ligne de traits figure les lignes d'attache de la lame branchiale.

bord libre sous forme d'une petite papille saillante (fig. 2, *A*, et fig. D et F). Après avoir passé au delà du rectum, le bord libre de la lame branchiale (celui qui porte le sinus afférent) s'incurve brusquement vers le plancher palléal, en formant un arc ogival, et vient se fixer à ce plancher à une petite distance au delà du rectum. A partir de ce point, la lame branchiale est soudée par ses deux bords, et forme par conséquent une courte cloison, qui, dans sa direction générale, est verticale, mais est fortement concave en avant et forme une demi-voûte où est logé le rectum.

Cette cloison se prolonge jusque dans la base du cæcum et pénètre même dans celui-ci, mais pour s'arrêter à une petite distance de son origine (fig. F). Il n'en résulte pas moins qu'elle détermine un tout petit cæcum antérieur, qui est un

prolongement de la région prébranchiale ou hypobranchiale.

C'est en venant s'attacher au plancher palléal (ici, le lobe infrapalléal) que la branchie se met en rapport avec le sinus périrectal. A ce niveau, la lame est creusée d'une vaste lacune triangulaire, dont les trois côtés sont : le bord libre en arc, la ligne d'attache au manteau, c'est-à-dire au sinus périrectal, et la ligne d'insertion des plis branchiaux. Cette lacune communique largement avec le sinus périrectal et se continue elle-même par le sinus branchial afférent.

Les feuillets ou plis branchiaux ne vont pas jusqu'à l'extrémité même de la lame branchiale. L'extrémité postérieure de celle-ci, logée dans la base du cæcum, ne porte donc ni replis, ni sinus sanguin ; c'est une simple membrane, d'ailleurs très mince, le *mésentériole postérieur*.

Du bord libre en arc du sinus basi-branchial part, en arrière, un petit repli lamelleux, en forme de bride (fig. 2, *x* et fig. F) ; il va au raphé inférieur, qui court tout à côté, mais sans atteindre le raphé lui-même ; il s'abaisse en effet peu à peu et vient se terminer, en s'étalant, sur la base du raphé ; or ce repli est creusé de lacunes, et il amène ainsi au sinus basi-branchial le sang provenant des vastes cavités sanguines logées dans l'épaisseur du raphé inférieur.

Raphés. — Nous arrivons maintenant à l'étude de deux organes très remarquables, dont la constance dans tout le groupe des Bulléens a été mise en évidence par nos recherches. Ce sont deux bourrelets saillants, placés en regard l'un de l'autre, mais attachés, l'un au lobe suprapalléal, l'autre au lobe infrapalléal ; nous leur avons donné les noms de *raphé inférieur* et de *raphé supérieur*.

Le *raphé inférieur* (pl. I, fig. 2 et 3, *ri*) court sur le lobe infrapalléal, c'est-à-dire sur le plancher de la cavité palléale, à quelque distance du pli sutural, et parallèlement à lui. Il est très volumineux, fortement saillant, et il porte, tout le long de sa base, des renflements sériés, très réguliers, comme des godrons, et bien développés sur le côté antérieur du raphé (fig. 3, *c. gl*, et fig. F). Sur le côté postérieur, ils font place à des plis plus étroits, plus serrés, plus irréguliers, d'aspect

fortement glandulaire (*y*). Plis et godrons s'arrêtent au voisinage de la ligne de faîte, laquelle est marquée d'une carène saillante continue, logée elle-même au fond d'une petite dépression. L'étude histologique nous montrera que cette carène est déterminée par une bande épithéliale élevée, dont l'axe porte de puissants cils vibratiles.

L'épaisseur du raphé lui-même est occupée par un vaste sinus sanguin. De plus, dans sa région palléale, il est creusé de cryptes glandulaires, qui s'ouvrent sur son côté postérieur et s'enfoncent profondément dans son épaisseur ; ce sont ces cryptes dont les orifices produisent les plis glandulaires du versant postérieur, et qui, repoussant devant eux la paroi antérieure du raphé, déterminent les godrons que nous y avons signalés. Ce sont ces godrons et le sinus sanguin qui les entoure qui déterminent la volumineuse saillie du raphé.

Le raphé inférieur se prolonge, d'une part, jusqu'à la fente palléale, au bord libre du lobe infrapalléal, et la crête interlobulaire de l'expansion épicochléaire est exactement dans son prolongement. De l'autre côté, il se continue dans le cæcum palléal, et on l'y suit jusqu'à son extrémité ; mais la saillie qu'il forme va, bien entendu, en s'atténuant peu à peu. On y rencontre encore la bande ciliée et le sinus sous-jacent ; mais les cryptes glandulaires y ont tout à fait disparu.

Presque en regard du raphé inférieur, mais un peu en avant de lui, en tout cas suivant une direction exactement parallèle, on voit courir sur le plafond de la cavité palléale un autre bourrelet, le *raphé supérieur* (fig. 1 à 3, *rs*). Il est beaucoup plus petit, mais présente la même disposition générale que le raphé inférieur ; c'est un bourrelet dont l'intérieur est occupé par un petit sinus sanguin, et qui est surmonté par une étroite carène, due également à la présence d'une bande épithéliale ciliée. Cette dernière est absolument identique à celle du raphé inférieur, mais le bourrelet lui-même est beaucoup plus aplati et fait une saillie à peine sensible qui passerait inaperçue sans l'existence de la bande ciliée qu'il porte. Il est complètement dépourvu du volumineux bourrelet godronné qui est la partie la plus caractéristique du raphé inférieur (1). A droite comme

(1) Mention des deux raphés se trouve, mais avec des descriptions fort

à gauche de la bande ciliée, règne une zone continue (fig. 2, *g. pr*) qui, dans toute sa longueur, est striée transversalement de plis glandulaires très fins, très serrés et assez réguliers pour que Bouvier ait pu suggérer l'hypothèse que c'était peut-être une branchie rudimentaire (1). Il ne saurait, de toute évidence, en être ainsi ; car : 1° cette région n'est nullement vascularisée de façon particulière ; 2° elle est, par rapport au rectum, attachée au manteau du même côté que l'autre branchie ; 3° elle est presque exclusivement glandulaire. Ce n'est pas autre chose, comme nous le verrons, qu'une partie de la glande à mucus, que nous décrirons plus loin, sous le nom de *glande raphéenne*.

Quant au raphé lui-même, c'est, comme le raphé inférieur, une formation tout à fait spéciale. Comme lui aussi, il se prolonge d'une part jusqu'à l'extrémité du cæcum, tandis que, du côté de la cavité palléale, il va directement jusqu'au bord libre, sur lequel il se termine brusquement par un bourrelet saillant mais peu prononcé, formant une petite pointe qui se projette au delà de ce bord libre. Un peu en arrière de cette pointe, on voit une petite lame foliacée très mince, en forme d'écaille arrondie, la *lamelle squamiforme* (fig. 1 à 3, *l. sq*), dont la surface est assez nettement plissée ; elle est fixée au bord libre du manteau, dont elle n'est qu'une expansion différenciée.

incomplètes, dans divers ouvrages antérieurs. Voici tout ce que nous trouvons à ce sujet dans la littérature :

Bouvier (**93** a, p. 2) : « ... Le plancher de cette cavité [branchiale] présente... un bourrelet très saillant, sorte d'épitænia, qui sert de limite à une gouttière dont la paroi droite est formée par le manteau. Cette gouttière se prolonge jusqu'au fond de la chambre palléale et se continue même dans un appendice en forme de cæcum qui fait suite à cette chambre. »

Pelseneer (**94**, p. 6) : « ... La cavité de ce cæcum... est incomplètement partagée par deux cloisons opposées faisant saillie dans son intérieur et dont l'arête est ciliée (fig. 5), la plus grande de ces deux cloisons (ventrale) se prolonge sur la face inférieure de la cavité palléale jusque vers le bord extérieur. »

R. Bergh (**02**, p. 316) : « ... Am convex-planen Durchschnitt zeigten sich die bei diesem Organe [le cæcum] gewöhnlichen zwei Längsfalten. »

On voit que ces descriptions sont toutes incomplètes; chacune ne mentionne qu'une portion des deux raphés, et notamment le prolongement du raphé supérieur dans la cavité palléale n'est signalé nulle part.

(1) Bouvier (**93**, p. 2) : « ... un peu au-dessus et en dehors de la gouttière [suturale] se trouve une bande plissée, peu apparente, qui rappelle à tous égards l'organe de même nature que j'ai signalé chez les Amphiboles et qui pourrait bien représenter une branchie droite rudimentaire. »

Les deux raphés déterminent, à la partie postérieure de la cavité palléale, une sorte de canal incomplet compris entre eux et le pli sutural, c'est la *gouttière suturale* (pl. V-VI, fig. 8); de même les deux raphés divisent le cæcum en deux rampes incomplètement séparées, l'une postérieure, la *rampe suturale*, continuant la gouttière suturale, l'autre, la *rampe antérieure*, en avant des deux raphés (Voir pl. III-IV, fig. 2 et fig. J, p. 51). N'ayant pas eu d'Actéons vivants, nous n'avons pu observer le sens du battement des cils; mais nous pouvons très certainement conclure de ce que nous avons vu dans d'autres types qu'ils déterminent un mouvement allant de la rampe antérieure dans la rampe suturale (Voir plus loin, p. 86, et aussi *C. R. Ac. Sc.*, 4 juillet 1910).

Il en résulte que suivant sa longueur le cæcum est parcouru par un double courant allant, par la rampe palléale, vers le fond du cæcum, et par la rampe suturale, vers sa base, et finalement au dehors.

Glandes à mucus. — On trouve, sur le manteau de l'Actéon, plusieurs plages où abondent les cellules glandulaires et où se sécrète un mucus abondant. Ces plages sont toutes situées à droite (en arrière) de l'insertion de la lame branchiale, tant sur le lobe suprapalléal que sur le lobe infrapalléal. On sait que, chez les Prosobranches, toute cette région, comprise entre la branchie (ou les branchies) et le rectum, est uniformément couverte de cellules mucipares et constitue la *glande à mucus*, compliquée de plissements transversaux qui augmentent la puissance sécrétrice de la glande (fig. A *1*, p. 7). En fait, il ne semble pas qu'il y ait lieu d'homologuer d'une façon plus spéciale telle ou telle plage glandulaire de l'Actéon à la glande à mucus des Prosobranches. Il est plus légitime d'admettre que cette glande à mucus s'est dissociée en raison des modifications diverses et des organes de nouvelle formation qui caractérisent le manteau des Tectibranches.

Quant à l'énumération et à la localisation de ces divers massifs glandulaires, nous y reviendrons un peu plus loin; il y a, en effet, avantage à rattacher la description et la définition de ces organes à leur structure histologique.

Structure histologique du manteau et des organes palléaux d'Actéon.

Aucune recherche précise n'a été faite à notre connaissance sur l'histologie d'Actéon. Les quelques figures que l'on trouve dans Pelseneer (**94**) et représentant des dessins de coupes, sont, au moins pour les organes palléaux, de simples figures d'anatomie, où l'histologie n'est pas traitée de façon explicite.

Régions non glandulaires du manteau. — En dehors du bord libre et des régions glandulaires spécialisées dont nous parlerons plus bas, le manteau est tapissé par un épithélium indifférencié, formé de cellules toutes semblables paraissant dépourvues de fonction glandulaire véritable. Cet épithélium banal couvre d'assez grandes étendues de la surface palléale, notamment au-dessus de la branchie, et en avant du sinus collecteur et de la grande veine collectrice.

Les cellules qui forment cet épithélium sont en général dépourvues de cils vibratiles ; toutefois, on trouve de place en place des cellules *isolées* (fig. G), en tout semblables aux autres, mais portant un fort bouquet de cils. On ne peut voir que rarement la limite de séparation des cellules, mais, par l'écartement des noyaux, on peut juger qu'elles sont en général plus larges que hautes ; il y a d'ailleurs à cet égard de grandes variations suivant les régions considérées ; en certains points notamment, les noyaux sont très serrés les uns contre les autres, et les cellules par suite beaucoup plus petites, mais tout en conservant la même structure.

Cette structure est plus facile à décrire dans les régions à grandes cellules, notamment en avant de la branchie, près de l'osphradium (pl. III-IV, fig. 1). Le protoplasme est criblé de vacuoles (*v*) régulièrement arrondies, mais fort inégales et paraissant, sur les éléments fixés, tout à fait vides ; elles communiquent entre elles comme les mailles d'une éponge, et, en raison de la grande densité du protoplasme, elles ont un contour très nettement arrêté ; l'aspect très spécial qui résulte de cette structure peut être assez exactement comparé à celui

d'une mie de pain très vacuolaire. Certaines de ces vacuoles sont beaucoup plus larges que les autres, tout en continuant de communiquer avec elles, et elles sont très régulièrement espacées, exactement interposées entre deux noyaux voisins, ce qui accentue encore la singularité de l'aspect présenté sur les coupes par ces éléments.

Dans beaucoup de ces cellules, au-dessus du noyau, et tout près de la surface extérieure, se trouvent, groupées en assez grand nombre, de petites concrétions solides jaunâtres (*c*), dont chacune paraît être placée au centre d'une petite vacuole. Mais nulle part dans ces éléments nous n'avons trouvé trace de sécrétion, ou plus exactement d'émission de substance sécrétée.

Ajoutons que, très fréquemment, le protoplasme accuse une

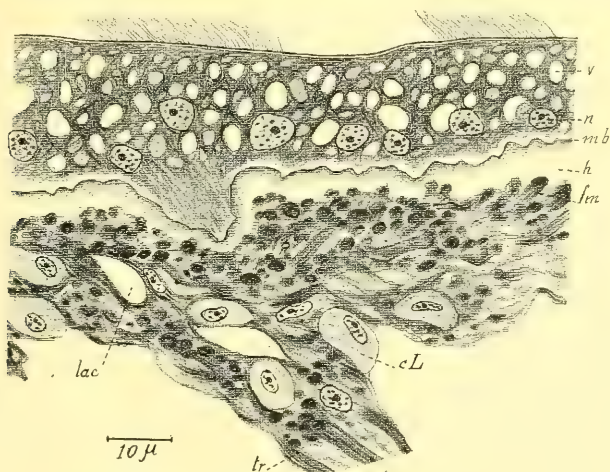


Fig. G. — *Acteon tornatilis.* — Coupe du revêtement de la cavité palléale (lame interne du manteau) : — *mb*, membrane basilaire de l'épithélium ; *n*, noyau des cellules épithéliales ; *v*, vacuoles ; *h*, zone hyaline sous-épithéliale du derme ; *fm*, fibres musculaires ; *lac*, lacunes sanguines ; *cL*, cellules plasmatiques de Leydig ; *tr*, trabécules reliant la lame interne du manteau à la lame externe.

structure fibrillaire des plus nettes (pl. III-IV, fig. 1), les fibrilles qui le parcourent se dirigeant en tous sens, mais en contournant les diverses vacuoles, pour courir dans les minces cloisons qui les séparent ; ces fibrilles sont d'ailleurs hautement différenciées et se colorent par les réactifs d'une façon presque aussi intense que les fibrilles musculaires elles-mêmes.

Tandis que la surface externe de l'épithélium donne, sur les coupes, une ligne très régulière, la membrane basilaire présente des ondulations très profondes et très serrées : si bien que le derme présente des indentations correspondantes très accentuées (fig. G, *mb*).

Le derme lui-même, appliqué étroitement contre cette membrane basilaire, est principalement caractérisé par l'existence d'une substance interstitielle amorphe, subhyaline, assez dense, presque comparable parfois à une substance cartilagineuse (fig. G, *h*) ; elle est particulièrement évidente aux points où, par un accident de préparation, elle a été séparée de la membrane basilaire de l'épithélium sus-jacent. Cette substance fondamentale montre çà et là des noyaux épars, assez clairsemés, qu'on peut interpréter comme les noyaux de très petites cellules conjonctives. On y voit surtout, mais seulement à quelque distance de l'épithélium superficiel, d'assez nombreuses fibres musculaires (*fm*), courant pour la plupart parallèlement à la surface libre du manteau. Leur diamètre est très inégal et les fibrilles y sont en général assez espacées.

Enfin le derme est creusé de place en place de lacunes (*lac*) où le sang peut circuler ; mais c'est surtout au-dessous du derme que se trouvent les vastes espaces sanguins creusés dans l'épaisseur du manteau, entre les deux lames formant celui-ci, et qui le pénètrent d'une véritable nappe sanguine ; des trabécules musculaires (*tr*) traversent ces espaces lacunaires, allant d'une lame à l'autre du manteau, normalement ou obliquement à la surface libre.

Structure de la branchie. — La structure de la branchie est remarquable par sa simplicité. Elle montre d'ailleurs jusqu'à l'évidence qu'elle n'est autre chose, comme nous l'avons dit, qu'un repli du feuillet interne du manteau. Elle est formée elle-même (fig. H) de deux feuillets étroitement parallèles, séparés en tout point par un espace sanguin (*ls*), de telle sorte que toute la surface de la branchie est occupée par une nappe sanguine continue. Ces deux feuillets s'écartent sur les deux bords libres de la branchie pour former le sinus afférent et le sinus efférent ; mais ces deux sinus ne présentent aucune diffé-

renciation particulière ; ils communiquent largement avec la nappe sanguine des lamelles branchiales, ou pour mieux dire ils ne font avec celle-ci qu'un seul et même ensemble. Les replis branchiaux sont manifestement le résultat du reploiement de la lame branchiale ; ils ne présentent par suite aucune individualité propre. De même, dans la branchie proprement dite, il n'y a aucune différenciation de sinus ; l'écartement des deux feuillets est partout sensiblement le même avec quelques variations sans doute, mais sans que ces variations suivent une règle quelconque ; en particulier, les parties les plus externes des plis saillants, qui sont le plus exposées au courant d'eau respiratoire, ne présentent pas une nappe sanguine plus épaisse que les autres régions de la lame branchiale ; ces parties saillantes ne montrent d'ailleurs aucune différenciation spéciale.

L'épithélium qui revêt la branchie présente des caractères extrêmement primitifs, et qui le rattachent étroitement à l'épithélium général du manteau. Dans les parties qui ne sont pas spécialement adaptées à l'osmose hématosique, l'identité est même complète : par exemple l'épithélium qui revêt le vaste sinus efférent, logé dans le mésentériole antérieur, est formé de cellules à protoplasme dense, absorbant vivement les réactifs colorés, et creusé de nombreuses et petites vacuoles à contour nettement arrêté ; leurs membranes mitoyennes sont indiscernables.

Les cellules qui revêtent la branchie même sont un peu différentes : leur protoplasme reste assez dense et assez fortement colorable ; mais elles ne présentent tout au plus qu'une seule vacuole claire, remplissant presque toute la cavité de la cellule et renferment elle-même très fréquemment une concrétion solide se colorant aux réactifs. L'existence de cette vacuole est très fréquente, cependant il y a un grand nombre de cellules qui en sont dépourvues et qui renferment un protoplasme continu très fortement granuleux.

Dans toutes les cellules, le noyau est rapproché de la base, quelquefois même contre celle-ci, et il est recourbé en croissant par la tension de la vacuole quand il en existe une. Ces cellules ont donc toutes conservé la faculté sécrétrice qui est une des

propriétés générales des protoplasmes primitifs, sans qu'on doive cependant les considérer comme des cellules glandulaires. Toutes les cellules sont d'ailleurs de même type; il n'existe pas dans la branchie de cellules glandulaires différenciées; on a vu d'ailleurs que de telles cellules n'existent pas non plus dans le revêtement général du manteau.

Le caractère le plus important du revêtement épithélial de la branchie est l'irrégularité de sa ciliation, caractère que présente aussi, on se le rappelle, l'épithélium général. Comme l'avait déjà remarqué F. Bernard pour d'autres Opisthobranches, toutes les cellules ne portent pas de cils vibratiles, et ces derniers sont seulement disposés par plages isolées les unes des autres. L'examen des coupes est convaincant à cet égard et, d'autre part, l'observation directe de la surface branchiale vue de face montre qu'il ne s'agit pas là d'un accident de préparation mais bien d'un fait réel. Nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier des Actéons vivants: mais certains spécimens, parfaitement conservés au point de vue histologique, nous ont montré avec évidence les plages ciliées disséminées sur toute la surface respiratoire et séparées par des espaces tout à fait dénudés; ces plages se distinguent parfaitement grâce aux fines poussières emprisonnées par les cils.

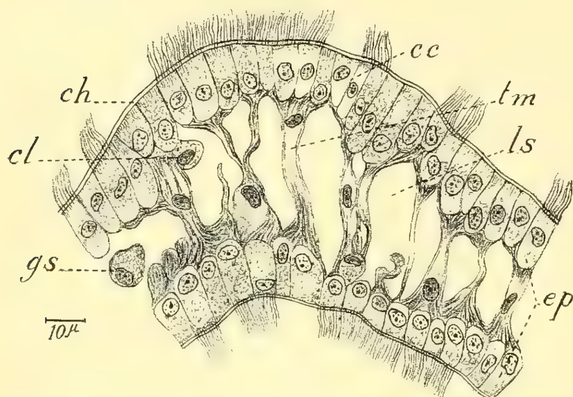


Fig. H. — *Acteon tornatilis*. — Structure histologique de la branchie au niveau d'une lamelle branchiale : — *ep*, les 2 épitheliums tapissant l'une et l'autre face de la lamelle branchiale; *ch*, cellule chauve; *cc*, cellule ciliée; *tm*, trabécules musculaires allant d'une face à l'autre; *ls*, lacunes sanguines; *cl*, cellule de Leydig; *gs*, globule sanguin.

Toutes les cellules paraissent cependant avoir un plateau très mince, mais en général bien visible; seulement chez les unes, ce plateau est complètement nu; chez d'autres, il semble

porter une très mince bordure en brosse, formée de bâtonnets très courts, épais, très serrés et à peu près exactement contigus; d'autres enfin ont de grands cils vibratiles, ayant presque la longueur de la cellule et formant un pinceau bien net.

La répartition des cellules ciliées est elle-même fort irrégulière; tantôt en effet elles sont complètement isolées, tantôt elles sont réunies en nombre plus ou moins variable, formant un îlot, toujours d'ailleurs très petit. Cellules ou îlots, de leur côté, peuvent être plus ou moins espacés, suivant le point considéré, et on ne peut donner aucune règle relativement à cette répartition. La face inférieure ne diffère pas à cet égard de la face supérieure, et il n'y a guère non plus de différence entre les plis saillants et les plis rentrants; peut-être dans le fond de ces derniers les cellules ciliées sont-elles un peu plus abondantes, mais ce n'est pas très sensible. Il faut signaler toutefois que partout, sur la branchie, elles sont plus nombreuses que dans le manteau proprement dit.

Les cils, tout longs qu'ils soient, sont fort grêles, et le fait que, dans les préparations, ils sont échevelés, très flexueux et dirigés en tous sens, semble indiquer qu'ils ont un mouvement mou et peu puissant.

Ce n'est que tout à fait sur le bord libre du mésentériole antérieur que le revêtement ciliaire change de caractère; il y devient tout à fait continu, et les cils, bien que plus courts, y paraissent beaucoup plus puissants; mais ce revêtement se réduit à une étroite bande placée sur la tranche même du bord libre, et ne se continue même pas sur le mésentériole.

On peut conclure de cet examen histologique, et nous l'avons vérifié d'ailleurs sur le vivant pour d'autres Bulléens, que le mouvement des cils vibratiles branchiaux ne détermine qu'un courant très faible sur la branchie, ou plutôt il ne détermine pas de véritable courant; c'est aux bandes ciliées des raphés qu'est dévolu le rôle de provoquer la circulation de l'eau dans la cavité palléale et sur la branchie même. Les cils vibratiles de la branchie ne jouent dans cette circulation qu'un rôle secondaire; ils étalent plus complètement l'eau à la surface et la font pénétrer dans les moindres replis de la lame branchiale.

Le tissu musculo-conjonctif placé au-dessous de cet épithé-

lium est, dans la branchie même, extrêmement peu développé. Ce n'est qu'au niveau des sinus afférent et efférent, et quelquefois aussi au niveau des parties les plus externes des plis saillants, qu'il présente une certaine épaisseur; il s'y montre d'ailleurs avec les caractères que nous lui avons décrits dans le manteau : une substance interstitielle hyaline, très réfringente, présentant quelques stries d'accroissement parallèles à la membrane basilaire, qui est très irrégulière, avec de nombreuses indentations très accentuées. Dans cette substance fondamentale se trouvent incluses des fibres musculaires diversement orientées; on y trouve aussi un grand nombre de petits îlots clairs, à contour arrondi, à granulations se colorant en rouge ; ces îlots se rattachent à des cellules conjonctives étoilées, incluses dans la substance interstitielle, et représentent les sections des prolongements ramifiés de ces cellules. Du côté interne, qui limite la lacune sanguine, les fibres musculaires deviennent plus volumineuses, principalement dans les grands sinus afférent et efférent, et entre celles-ci sont intercalées de grosses cellules plasmatiques, ou cellules de Leydig, dont beaucoup sont fixées contre la paroi même et font saillie dans la cavité du sinus, souvent même sous la forme de vésicules appendiculées.

Tout cet ensemble se simplifie extrêmement sur les parties respiratoires de la branchie (fig. H). On ne peut en général percevoir trace de tissu conjonctif au-dessous de la membrane basilaire, qui est elle-même tout à fait indistincte et purement théorique. En beaucoup d'endroits, les bases mêmes des cellules épithéliales paraissent limiter la cavité sanguine interne, dans laquelle elles font individuellement une petite saillie, et on peut dire que la lame branchiale est pratiquement formée de deux couches d'épithélium entre lesquelles est comprise une lacune sanguine. C'est aussi directement contre les bases des cellules épithéliales que viennent se fixer les éléments figurés mésodermiques qui sont inclus dans la lacune sanguine entre les deux épithéliums.

Les plus nombreux et les plus importants de ces éléments sont des fibres musculaires transversales (*tm*), allant d'un feuillet à l'autre en traversant la lacune sanguine. Ces fibres

musculaires montrent, chez l'Actéon, une extrême simplicité; ce sont des filaments en général très minces, n'ayant souvent pas plus de 1 à 2 μ de largeur, s'épaississant légèrement pour s'insérer à la surface interne du feuillet épithélial, contre la membrane basilaire. Le noyau, petit et assez compact, est en général placé au milieu de l'élément, qui présente un degré de différenciation très peu avancé et diffère en cela notablement des fibres tapissant les grands sinus. Il y reste une assez grande proportion de protoplasme granuleux, paraissant même presque homogène, autour du noyau, tandis qu'il n'existe qu'un assez petit nombre de fibrilles réparties sur le pourtour de la fibre, et elle-mêmes assez peu colorables aux réactifs. Ce sont presque des myoblastes.

Ces fibres sont assez nombreuses, mais généralement isolées les unes des autres, sauf peut-être au niveau de leurs extrémités élargies, qui deviennent presque contiguës et forment au-dessous de l'épithélium une doublure presque continue; elles ne présentent aucune trace de gaîne conjonctive; seules les plus grosses et les plus longues trabécules, qui sont d'ailleurs formées par la réunion de plusieurs fibres musculaires, portent quelques cellules conjonctives vésiculeuses éparses à leur surface; mais jamais il n'existe, du moins chez Actéon, de gaîne conjonctive complète, analogue à celles que F. Bernard a décrites chez les Prosobranches.

Indépendamment des fibres musculaires que nous venons de décrire, les lacunes sanguines ne renferment qu'un très petit nombre de cellules conjonctives vésiculeuses (*cl*), appliquées sur les parois, au milieu des bases d'insertion des fibres musculaires.

Structure du rein. — Le rein d'Actéon présente une structure relativement simple.

C'est, comme on l'a vu plus haut (p. 22), une poche large et mince comprise entre les deux lames du manteau, dans le plafond de la cavité palléale. Nous en connaissons les connexions et les rapports. Intérieurement, la paroi du sac rénal se relève de lamelles saillantes, qui ne sont que des replis de cette paroi et qui se dressent perpendiculairement vers la cavité intérieure.

Ces lamelles sont particulièrement serrées au bord gauche du rein, le long du péricarde et de la grande veine collectrice ; elles s'y ramifient abondamment et s'y anastomosent de façon à former à un épais ruban spongieux, longeant tout ce côté du rein et s'étendant dans toute cette zone d'une paroi à l'autre.

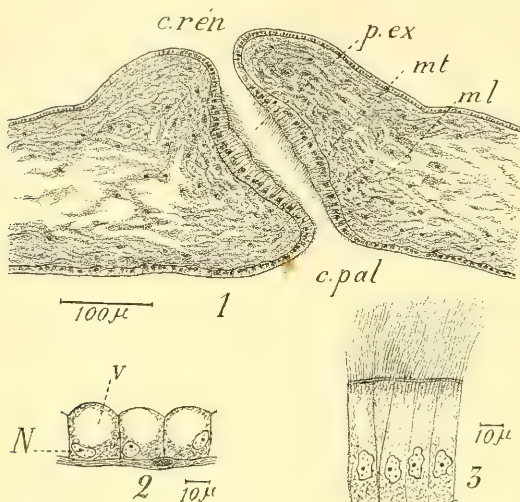


Fig. I. — *Acteon tornatilis.* — Histologie du rein. — **1**, Coupe verticale du pore rénal : *p. ex*, pore excréteur du rein ; *c. rén*, cavité rénale ; *c. pal*, cavité palléale ; *mt*, fibres musculaires transversales ; *ml*, fibres musculaires horizontales. — **2**, Trois cellules rénales : N, leur noyau ; *v*, leur vacuole excrétrice ; au-dessous, la charpente musculo-conjonctive de la lamelle rénale. — **3**, Cellules ciliées de l'épithélium de la région moyenne du pore excréteur.

Par contre, dans tout le reste de la poche rénale, les lamelles, qui s'attachent tant à la paroi dorsale qu'à la paroi inférieure de la poche, sont beaucoup moins développées ; elles ne vont pas d'une paroi à l'autre et se terminent toutes par un bord libre dans la cavité rénale, qui reste ainsi spacieuse sur la plus grande partie de son étendue, constituant une sorte de réservoir où se déversent les produits d'élimination. C'est avec ce réservoir que le pore rénal se trouve en relation.

Les lamelles sont d'ailleurs plus développées sur la face inférieure que sur la face supérieure de la poche, et quelques-unes, plus volumineuses que les autres, se disposent en formant des lignes parallèles obliques dans toute la longueur du rein. Ce sont elles que montre bien notre figure 3 de la planche I (1).

Chaque lamelle est formée par un stroma de tissu conjonctif plus ou moins abondant, auquel s'entremêlent même par endroits quelques fibres musculaires ; cette charpente conjonc-

(1) Voy. aussi Pelseneer (**94**), pl. II, fig. 9 et 15.

tive se creuse de place en place d'une lacune sanguine médiane, et ses deux faces sont uniformément recouvertes par les cellules sécrétantes. Ce sont (fig. I *2*) des cellules isodiamétriques, ayant environ 20 μ de hauteur, à surface libre convexe, à noyau basilaire ; beaucoup d'entre elles renferment une grosse vacuole claire (*v*), entourée de toutes parts par le protoplasme et qui nous a paru ne contenir jamais de concrétions solides.

Cette structure du rein d'Actéon est tout à fait analogue à ce que montrent les Gastéropodes Prosobranches, et plus spécialement les formes les plus inférieures, comme les Fissurellidés. Ici comme là, l'épithélium glandulaire tapisse un sac, dont la paroi se plisse en formant des lamelles, de façon à augmenter la surface sécrétante (1).

Le *pore rénal* est un volumineux orifice en forme de boutonnière, percé dans la paroi ventrale, qui s'épaissit considérablement à son niveau, mais sans former de papille rénale distincte. L'épaississement des lèvres de l'orifice est dû à la présence d'un volumineux anneau musculaire (fig. I *1*), formé de fibres assez irrégulièrement entrecroisées : les unes, tout contre l'épithélium qui tapisse le pore (*mt*), circulaires et pouvant fermer l'orifice, d'autres plus nombreuses (*ml*), présentant une direction rayonnante. En tout cas, il n'existe pas de sphincter absolument spécialisé.

Le pore, vu en coupe verticale, a, du fait de l'épaisseur de la paroi, une assez grande longueur (environ 275 μ), et l'épithélium qui le tapisse varie notablement suivant les divers niveaux. Dans la région moyenne, ses cellules sont très hautes (60 μ) et très fortement ciliées, les cils atteignant à peu près 40 μ ; leurs caractères sont indiqués dans la figure I *3*.

(1) La qualification de *glande acineuse*, donnée par Béla Haller (*passim*) au rein chez les Mollusques, et que nous croyons devoir rejeter comme inexacte, a été employée aussi par divers autres auteurs. Cette divergence ne peut reposer que sur une incertitude de définition ; nous avons manifestement affaire ici à une simple surface glandulaire, extrêmement plissée. Les auteurs veulent-ils entendre, par l'expression de glande acineuse, qu'on peut considérer la poche rénale comme *un acinus unique*, dont la paroi se serait fortement plissée ? Ce serait bien alors une glande acineuse, mais la constitution du rein est tellement loin de la simplicité des glandes acineuses simples, que ce serait vraiment jouer sur les mots ; les glandes acineuses composées sont, d'après la nomenclature ordinaire, les glandes en grappe (Prenant, 04, p. 483), et le rein des Mollusques n'a à coup sûr rien de la constitution d'une pareille glande.

Quand on se dirige vers la cavité rénale, elles diminuent rapidement de hauteur et perdent leurs cils vibratiles. En allant au contraire vers la cavité palléale, on les voit diminuer aussi, mais beaucoup mins ; en touto cas, elles gardent leurs cils vibratiles, et finissent par passer aux cellules de l'épithélium palléal ordinaire.

Cellules mucipares caliciformes. — Dans la plupart des régions spécialisées qui nous restent à décrire nous allons trouver des cellules mucipares ovoïdes, analogues à celles qu'on rencontre presque partout dans les épithéliums des Mollusques, et que nous pouvons décrire tout de suite dans leurs traits généraux.

Ce sont des éléments renflés, ovoïdes (pl. V-VI, fig. 6 et 7), inclus dans l'épithélium, quelquefois plus volumineux que les éléments voisins et les dépassant alors plus ou moins longuement en dessous, de façon à faire saillie dans le derme sous-jacent. Le plus grand nombre d'entre eux, remplis par leur produit de sécrétion, n'ont qu'une faible couche de protoplasme pariétal, et leur noyau, toujours basilaire, ou du moins très profondément situé, est appliqué contre la paroi de la cellule et fortement déprimé par la vacuole de sécrétion, de façon à présenter la forme d'un ménisque très mince, se montrant en coupe comme un mince croissant dont la structure n'est plus visible.

Si l'on s'en tient à l'examen direct des coupes, il semblerait qu'il y eût deux sortes de pareilles cellules mucipares : celles de la première catégorie sont remplies par une vacuole constituée par une substance finement granuleuse, colorée par les réactifs en une teinte générale bleuâtre (fig. 6, *gmb*). Elle a une structure spumeuse évidente, que montre bien la figure et l'on y note des traînées anastomosées circonscrivant des espaces plus clairs, les uns et les autres colorés du même bleu et différant seulement par leur intensité, sans aucun contour tranché. C'est cette même substance qu'on voit répandue à la surface même de l'épithélium, et qui constitue le mucus sécrété par l'animal. Beaucoup de ces cellules, dans les préparations, sont en train de se vider de leur contenu par un

orifice à parois très nettes, par où le mucus s'épanche au dehors.

Les cellules de la seconde catégorie (*gmr*) ont, au contraire, leur vacuole centrale remplie de grains à contour nettement défini, et fortement colorés en rouge par l'éosine. Ces grains, que l'on doit sans doute considérer comme des gouttelettes solidifiées par les fixateurs, sont séparés les uns des autres par des intervalles tout à fait incolores et transparents : mais ils remplissent en général toute la cellule, et deviennent quelquefois polyédriques par juxtaposition.

La question se pose de savoir si ces deux catégories de cellules sont bien distinctes, ou si on se trouve en présence de deux stades de la sécrétion d'un même élément glandulaire.

Voici les raisons qui nous font pencher pour cette dernière alternative :

1° Les cellules à mucus bleu et à grains rouges sont toujours intimement mélangées dans les régions glandulaires du manteau.

2° On ne voit que très rarement des grains rouges sortis au dehors de l'épithélium, et cela n'arrive, croyons-nous, qu'en des points où la surface de l'épithélium est fortement endommagée par un défaut de fixation, si bien que cette élimination semble devoir être considérée comme le fait d'un accident de préparation.

3° Le noyau des cellules à grains rouges est toujours moins condensé que celui des cellules à mucus bleu ; sa structure est encore visible, comme s'il était plus jeune, moins usé, moins comprimé.

4° Dans certaines cellules (pl. V-VI, fig. 4), on voit côte à côte, au sein de la vacuole interne, du mucus bleu et des grains rouges; ces derniers sont placés tantôt dans le fond de la cellule, au voisinage du noyau, tantôt le long d'une de ses faces latérales, tandis que le mucus bleu est toujours voisin de la surface libre. En outre, les grains les plus rapprochés du mucus sont plus petits, plus distants, à contour plus irrégulier, comme s'ils avaient subi une érosion ou une fonte partielle.

Il semblerait par conséquent que la cellule sécrétât d'abord des gouttelettes éosinophiles, logées dans les mailles d'une

substance peu colorable, et le mucus proprement dit se formerait par une transformation ultérieure de ces gouttelettes, qui se fusionneraient peu à peu en modifiant en même temps leur nature chimique. Cette interprétation est d'ailleurs conforme aux données récentes sur le mécanisme de la sécrétion glandulaire (voir PRENANT, **04**, p. 491).

Néanmoins un doute subsiste à cet égard, étant donné la rareté des cas où la coexistence des deux produits de sécrétion dans la même cellule peut être vérifiée de façon certaine. Il arrive souvent qu'on croit être en présence d'un semblable cas, alors qu'il s'agit seulement de deux cellules contiguës ou superposées, ce dont on ne peut être assuré que par un examen très attentif avec de puissants objectifs. Nous avons trouvé toutefois plusieurs exemples indubitables de cette coexistence, et nous croyons pouvoir affirmer sa réalité. Peut-être la rareté de semblables cas peut-elle s'expliquer en admettant que la transformation se fait avec une assez grande rapidité.

A côté des cellules glandulaires que nous venons de décrire s'en trouvent d'autres, beaucoup plus rares, dont la vacuole centrale renferme un mucus également spumeux, mais tout à fait incolore (pl. V-VI, fig. 6, *gm*).

Enfin d'autres cellules sont tout entières occupées par un espace blanc ne présentant aucune indication structurale; celles-là sont très certainement des cellules qui se sont vidées de leur contenu, et qui ne renferment plus, avec leur noyau toujours cupuliforme, que leur couche pariétale de protoplasme; on y voit d'ailleurs celui-ci diffluer alors légèrement vers l'intérieur de la vacuole.

Les cellules mucipares ainsi constituées sont toujours intercalées entre des cellules ciliées (*cc*), disposées en général par bouquets, à extrémité inférieure effilée en une longue pointe qui passe même le plus souvent inaperçue, tandis que l'extrémité supérieure s'étale en éventail, pour remplir les intervalles laissés par les cellules mucipares ovoïdes. Un plateau très net termine ces cellules ciliées à leur surface externe; il porte des cils en général nombreux et courts, fréquemment englués par le mucus sécrété par les cellules glandulaires voisines.

Histologie des raphés. — Les deux raphés sont marqués dans toute leur longueur par une différenciation épithéliale très particulière, dont la structure est la même dans toute leur étendue. Cette différenciation constitue la carène que nous a révélée l'examen macroscopique.

En fait, c'est une étroite bande de hautes cellules épithéliales qui n'a pas plus de 180 μ de largeur (pl. III-IV, fig. 2, *rs*, *ri*). Le milieu de cette bande épithéliale est occupé, sur une largeur de 90 μ, — soit la moitié de sa propre largeur, — par une *bande ciliée* formée de cellules très régulières, très serrées les unes contre les autres, et en même temps très hautes, puisqu'elles atteignent de 35 à 50 μ de hauteur avec seulement une largeur de 3 μ,5 (fig. 3 et 4, *cc*). Elles sont légèrement dilatées à leur extrémité supérieure, de façon que la bande ciliée présente sur une coupe transversale une disposition flabelliforme assez accusée. Leur noyau, allongé, à structure claire, montrant quelques grains de chromatine épars, est voisin de la base de la cellule, et, en raison de l'étroitesse de celle-ci, les divers noyaux sont très serrés les uns contre les autres et forment un faisceau assez compact. Ces noyaux, très allongés, ont de 12 à 15 μ de longueur, tandis que leur largeur est sensiblement celle de l'élément où ils sont contenus. Les cellules se terminent par un plateau bien net, sur lequel s'insèrent les cils vibratiles qui les caractérisent. Ces cils, très serrés, sont aussi très puissants, puisque leur longueur atteint et même dépasse celle de la cellule elle-même (Les figures les représentent un peu trop courts). Ils laissent voir avec la plus grande netteté leur bulbe et leur corpuscule basal, placés respectivement à la limite externe et à la limite interne du plateau. De même, les racines des cils sont bien visibles dans le protoplasme, où ils s'insinuent en restant sensiblement parallèles et finissent par se perdre avant d'atteindre le noyau.

Entre les bases de ces cellules ciliées se trouvent d'autres cellules à noyaux ronds basilaires, à protoplasme plus clair et granuleux, qui n'atteignent pas, à beaucoup près, la surface libre de l'épithélium. Ces cellules sont particulièrement nombreuses dans la cavité palléale proprement dite (fig. 4, *cb*), et surtout dans le voisinage du bord libre du manteau ; elles

diminuent notablement de fréquence et deviennent même assez rares dans le cæcum. On peut les considérer vraisemblablement comme des cellules de remplacement.

Sur le bord de la bande ciliée, les noyaux modifient progressivement leur structure et leur situation, pour se rapprocher de ce que montrent les cellules chauves voisines; les cils peuvent disparaître sur ces cellules marginales, qui gardent cependant tous les autres caractères des cellules ciliées, et se rattachent par suite à la bande ciliée.

De part et d'autre de la bande ciliée, court une étroite bordure, ayant environ 45 μ de largeur, et formée de cellules essentiellement caractérisées par l'absence de cils vibratiles. Ces *cellules chauves* (pl. III-IV, fig. 3 et 4, *cch*) restent très régulières, conservent la même hauteur que les cellules ciliées et possèdent, malgré l'absence des cils, un plateau assez net, moins épais cependant que celui des cellules ciliées et présentant une très légère, mais manifeste striation verticale.

Leur noyau, submédian, est arrondi et n'a que 4μ,5 de diamètre. Sa structure est notablement plus compacte que pour les cellules ciliées, et elle est en partie masquée par la forte coloration que lui communique l'hématoxyline.

Le protoplasme acquiert, par les réactifs employés, une coloration moins rose, plus violacée que pour les cellules de la bande ciliée, si bien que la ligne de démarcation est assez nette entre les deux régions.

Dans la partie basilaire des cellules chauves, jusqu'au-dessus du noyau, le protoplasme présente une structure fortement fibrillaire grâce à la présence de fibrilles lâches, un peu irrégulièrement ondulées, plus fortes et plus clairsemées que les racines des cils des cellules précédentes. La portion terminale de la cellule, au-dessous du plateau, est occupée au contraire par un protoplasme finement granuleux, presque homogène, dans lequel se voient des granules solides, jaunâtres, très réfringents, épars sur une assez grande longueur. On trouve entre ces cellules, comme dans la bande ciliée, des cellules à noyau arrondi qui correspondent aussi à des cellules de remplacement. Pour les deux raphés, la bande ciliée et ses deux bordures chauves n'occupent qu'une très faible partie de la

surface du bourrelet épithélial. Le reste est occupé, à droite comme à gauche, par une zone présentant des cellules glandulaires spéciales, dont il sera parlé plus loin (1).

Lobe infrapalléal (pl. V-VI, fig. 7). — La portion peu étendue du lobe infrapalléal placée en avant du raphé inférieur est revêtue d'un épithélium de structure assez simple, formé essentiellement de cellules fortement ciliées, à plateau très net, à cils très réguliers et très serrés, à noyaux médians, fréquemment rejetés vers le haut ou vers le bas par la compression des cellules mucipares voisines, présentant une structure normale bien évidente. Ces cellules ont une hauteur de 27 μ, leurs cils ont seulement 5 μ.

Les éléments mucipares interposés à ces cellules sont assez nombreux, mais ils laissent toujours entre eux plusieurs cellules ciliées disposées en faisceaux. On y trouve les deux sortes de cellules ordinaires, les cellules à grains éosinophiles et les cellules à mucus bleu, tantôt presque homogène, tantôt parcouru par un fin réticulum protoplasmique coloré en rose.

La membrane basilaire qui porte cet épithélium est assez régulière et ne présente que peu d'ondulations. Le derme a la structure ordinaire ; mais le tissu conjonctif qui le forme renferme, en même temps que d'assez nombreuses fibres musculaires, des cellules vésiculeuses de Leydig, à contenu clair renfermant des granulations colorées en rose.

Formations glandulaires. — Il nous reste à étudier les formations glandulaires différenciées, assez nombreuses, qui existent dans le manteau d'Actéon.

Glande semi-lunaire. — La plus importante d'entre elles, la seule que Pelseneer ait signalée dans ses *Recherches sur*

(1) Pelseneer (**94**, pl. 1, fig. 5) donne une figure représentant, à l'intérieur du cæcum, la section des raphés et de leurs bandes ciliées ; mais la structure histologique n'en est que très schématiquement représentée ; il figure notamment les bourrelets épithéliaux comme uniformément ciliés, ce que ne confirment pas nos observations.

divers Opisthobranches (**94**, p. 6 et fig. 1), est celle qu'il a désignée sous le nom de *glande semi-lunaire*, et qu'il a assimilée à la glande hypobranchiale, c'est-à-dire à la glande à mucus tout entière des Prosobranches. Nous avons dit plus haut (p. 27) qu'à notre avis elle ne correspond qu'à une partie de celle-ci. Cette glande (1) est localisée dans la région antérieure du manteau, contre son bord libre (pl. I, fig. 2 et 3, *g. sl*). Elle est limitée extérieurement par ce bord libre même, dont elle n'est séparée (pl. V-VI, fig. 1) que par l'étroite zone des grosses cellules glandulaires sous-épithéliales de l'ourlet marginal (voir p. 54). A l'examen macroscopique, elle paraît se terminer au bord libre, et se continue, en avant, au delà du pilier antérieur d'attache, dans la gouttière supracéphalique, mais en diminuant peu à peu de largeur.

Intérieurement, elle est limitée par une ligne semi-circulaire nettement arrêtée, qui part du point d'insertion du mésentériole antérieur de la branchie et va jusqu'au voisinage de l'extrémité du raphé supérieur, où elle rejoint les glandes avoisinant ce dernier. Cette ligne coïncide avec le contour du bord efférent de la branchie ; il est d'ailleurs important de signaler qu'il n'y a aucune glande dans la région du manteau qui recouvre directement l'organe respiratoire.

La glande semi-lunaire se présente extérieurement comme

(1) Cette glande, très apparente, a été naturellement vue par les divers auteurs qui se sont occupés d'Actéon, mais aucun n'en a donné une étude détaillée et précise.

Pelseneer (**94**, p. 6), ne donne pas de description histologique de cet organe, se contentant de renvoyer au paragraphe relatif à *Bulla* ; ce genre comprend pour lui les *Bulla* (*s. str.*) et les *Haminea* ; nous montrerons que seule la glande à mucus des *Haminea* est réellement comparable histologiquement à celle d'Actéon, et nous discuterons à propos de ce genre les résultats auxquels il arrive.

J. Thiele (**97**, p. 650, fig. 23) mentionne seulement cette glande dans les termes suivants : « Dans la cavité palléale d'Actéon se trouve à droite de la branchie une glande, qui a été considérée par Pelseneer comme glande hypobranchiale ; en fait, elle sera vraisemblablement homologue de la glande hypobranchiale des Prosobranches, puisque ses cellules glandulaires sont de constitution analogue : d'assez grandes cellules avec des noyaux ronds. Vers l'extrémité de l'ouverture palléale cette glande s'interrompt... » Ce texte est accompagné d'une figure, mais l'histologie en est très imprécise, sans doute en raison du mauvais état où étaient, dit-il, ses échantillons.

R. Bergh (**02**, p. 316) écrit enfin : « ... A l'intérieur de celui-ci [du bord du manteau] est une large glande d'un rouge brun (la glande prébranchiale) qui transparaît en avant et à droite... »

criblée d'orifices irréguliers séparés par des lignes saillantes réticulées, ce qui lui donne l'aspect de la surface d'une éponge (pl. I, fig. 4, *g. sl*). Ces orifices conduisent dans des cryptes fort inégales, creusées dans l'épaisseur du manteau, dont les unes s'enfoncent jusqu'à atteindre la lame externe du manteau, tandis que les autres sont beaucoup plus courtes et ne font même, parfois, qu'une très faible saillie à l'intérieur (pl. V-VI, fig. 1 et 5). Ces cryptes (*cr. gl*) sont limitées par une mince enveloppe musculo-conjonctive (*mcr*), et ces diverses membranes sont adossées les unes aux autres, quelquefois plus ou moins soudées, mais laissant cependant en général entre elles d'étroits espaces permettant une circulation sanguine continue entre les cryptes.

Les cryptes sont à peu près entièrement comblées par un tissu glandulaire (*cr'*), et les parties superficielles elles-mêmes sont revêtues par un épithélium puissamment sécréteur; mais ce dernier est assez différent de celui qui remplit les cryptes.

L'épithélium qui recouvre les parties superficielles de la glande semi-lunaire (fig. 6) comprend des cellules ciliées (*cc*) et des cellules mucipares. Les premières ont la forme normale, avec un plateau très net, portant des cils nombreux et courts, englués en général par le mucus sécrété par les cellules voisines.

Les cellules glandulaires sont des cellules mucipares ordinaires, mais particulièrement nombreuses et assez volumineuses. Elles sont assez inégalement développées, et repoussent la membrane basilaire ; celle-ci est presque impossible à suivre, en raison du développement inégal de ces cellules, qui se pressent les unes contre les autres, si bien que l'épithélium ne présente en aucune manière la régularité qu'offre d'habitude ce tissu. Les cellules à mucus bleu (*gmb*) et les cellules à granulations rouges (*gmr*) y sont étroitement mélangées, de façon à présenter sur les coupes l'aspect d'une mosaïque irrégulière et brillamment colorée. Au-dessous, se trouvent des muscles assez nombreux (fig. 5, *m. sc*), à fibres éparses, séparées les unes des autres et paraissant disposées sans ordre précis. Elles représentent le derme, qui est ici fort réduit.

Les cryptes sont en communication avec la surface libre par des cheminées (*cr*) en forme de fentes, dont les orifices cons-

tituent les mailles irrégulières que montre l'examen macroscopique. Ces cheminées sont tapissées par un épithélium tout à fait semblable à celui des parties superficielles, laissant au centre une cavité assez étroite, fonctionnant comme canal excréteur.

Quant à la crypte elle-même, elle est occupée par un ensemble de cellules qui viennent se grouper autour du fond de la cavité excrétrice, et dont chacune atteint par sa surface libre cette cavité.

Les éléments caractéristiques de cet ensemble cellulaire sont de volumineuses cellules claires (*Gm*), dont la longueur énorme peut atteindre et même dépasser 300 μ.

En raison de leur groupement ces cellules ont une forme vaguement pyramidale, leur sommet étant tourné vers le centre de la crypte et atteignant la lumière de celle-ci, tandis que leur base est en rapport avec l'enveloppe musculeuse de la crypte. Ces cellules claires ont un noyau volumineux, de 20 à 25 μ, arrondi, coloré en violet clair par les réactifs, présentant toujours un ou même deux nucléoles, et un réseau de linine fort net et à mailles espacées, avec des caryosomes très distincts. Ce noyau, toujours profond, mais un peu distant cependant de la membrane basilaire, est entouré d'une petite masse de protoplasme clair, d'où partent des filaments formant réseau dans toute l'étendue de la cellule. Au centre est un fin réticulum de lignes violettes, qui paraît correspondre à la substance sécrétée par la cellule. Les filaments roses du protoplasme pénètrent dans ce fin réticulum et s'y perdent, mais nous ne pouvons affirmer avec certitude la continuité des deux réseaux.

D'ailleurs toujours la plus grande partie de la cellule paraît entièrement vide, ou du moins a un contenu tout à fait transparent.

Entre ces cellules glandulaires s'en trouvent de très petites, ciliées, très minces et paraissant très courtes. Nous n'avons jamais pu les voir arriver jusqu'à la membrane basilaire ; elles s'arrêtent même à une grande distance de celle-ci ; mais, en raison de la flexuosité des membranes de séparation des cellules, il faudrait vraisemblablement chercher la conti-

nuation des cellules ciliées sur plusieurs coupes, ce qui est impossible, étant donné la ténuité à laquelle arrive rapidement la partie inférieure de ces éléments. Il pourrait se faire aussi, et c'est l'hypothèse la plus vraisemblable, que ces cellules ciliées n'atteignent vraiment pas la membrane basilaire et soient seulement maintenues en place par leur accolement avec les grandes cellules claires.

Les cellules que nous venons de décrire existent à peu près seules dans le fond des cryptes. Toutefois on y voit çà et là quelques petites cellules à grains éosinophiles semblables à celles de la périphérie. Ces éléments, en raison de leur petite taille ne peuvent atteindre la membrane basilaire, et, pour eux du moins, il n'y a pas de doute qu'ils ne soient simplement interposés entre les extrémités de grandes cellules.

Au fur et à mesure qu'on s'éloigne du fond de la crypte, les cellules à grains rouges deviennent plus nombreuses, et il s'y mêle des cellules à mucus bleu, qui, comme nous l'avons dit, finissent par prédominer dans la cheminée excrétrice qui surmonte la crypte ; néanmoins on trouve toujours en ce point des cellules claires, analogues aux cellules profondes, mais plus petites, débordant cependant toujours au-dessous de leurs voisines. Les cellules ciliées deviennent aussi, dans ces cheminées excrétrices, plus nombreuses et plus variées que dans le fond, se disposant en général par bouquets.

Les grandes cellules claires existent dans toutes les cryptes, même les plus petites, et on peut rencontrer des cryptes qui ne renferment que deux ou trois cellules, même une cellule unique, entourée néanmoins de son enveloppe musculaire.

Glandes raphéennes (pl. V-VI, fig. 8, *gl.r*, *gl.r'*, $gl.r'_1$, et fig. 9; pl. I, fig. 2, *gpr*). — De part et d'autre de la bande ciliée de chacun des deux raphés, se trouvent de nouvelles zones glandulaires, s'étendant sur toute la longueur de ceux-ci, au moins dans la cavité palléale proprement dite. Du côté du cæcum, ces bandes glandulaires s atténuent et disparaissent tout à fait dans le cæcum lui-même, ou du moins elles se réduisent à des rudiments dont nous parlerons un peu plus loin. Dans leur portion palléale, elles sont inégalement

développées. Celle du raphé supérieur s'étend largement de part et d'autre de la bande ciliée et y forme des plis irréguliers, perpendiculaires à celle-ci, que Bouvier avait comparés aux feuillets d'une branchie (1). Sur le raphé inférieur, au contraire, la bande glandulaire est beaucoup moins large et ne présente pas de plis.

La structure histologique des deux glandes est la même. Elles sont essentiellement formées de hautes cellules (fig. 9, *gl.r*), longues de 105 μ sur 20 μ de largeur; ces cellules sont assez régulières et sont à peu près uniformément remplies d'un contenu coloré en violet par nos réactifs, et constituant un mucus fortement granuleux. Quelques-unes, assez rares, sont remplies (*gmr*) de granules éosinophiles plus petits que ceux des cellules correspondantes de la glande semi-lunaire. Ces cellules sont beaucoup plus étroites que les cellules violettes, leur largeur varie de 2 à 8 μ. Comme dans la glande semi-lunaire, nous considérons ces cellules comme constituant non pas deux entités distinctes, mais bien deux stades différents du processus de sécrétion. Nous avons trouvé en effet des cas indubitables de coexistence du mucus violet et des grains rouges dans la même cellule.

Le noyau (*n*) des cellules glandulaires, placé à leur partie basilaire mais à quelque distance de la base même, a une forme très particulière ; il est extrêmement compact, au point de ne plus présenter trace de structure visible et montre de courts prolongements se projetant dans des sens divers, ce qui lui donne un aspect étoilé, mais fort irrégulier, et si bizarre qu'on aurait au premier abord quelque doute sur sa valeur nucléaire, n'était sa coloration, et n'était aussi la présence, dans quelques-unes de ces cellules, de noyaux (*n'*), à structure plus normale, avec un nucléole et un réseau de linine portant des grains de chromatine épars ; ces noyaux à struc-

(1) Bouvier (**93** a, p. 2 ; — voy. plus haut p. 26, note 1). C'est vraisemblablement aussi cette glande que J. Thiele a en vue (**97**, p. 650) dans le passage suivant : « ... Vers l'extrémité postérieure de l'ouverture palléale... [existe] un autre épithélium glandulaire qui est placé entre la branchie et le bord du manteau et est dans tous les cas de nature muqueuse. Les cellules glandulaires en sont plus petites, colorées en bleu clair, les noyaux de grandeur assez restreinte... ». La figure 25, très imparfaite, n'ajoute rien à cette description, et est très différente de celles que nous donnons nous-mêmes, pl. V-VI, fig. 9.

ture normale sont déjà très irrégulièrement conformés, marqués sur toute leur surface d'enfoncements irréguliers, et comme pétris. Ce n'est que rarement que ces noyaux ont la forme arrondie ordinaire. Ces divers aspects se présentent dans des cellules voisines les unes des autres, également bien conservées et fixées, ce qui exclut l'idée d'une altération artificielle. Il semble plus légitime d'admettre qu'il s'agit là de modifications acquises sous l'action de l'activité même du noyau. Dans les cellules à grains rouges, que nous considérons comme représentant un stade moins avancé de l'évolution sécrétoire, le noyau, qui est ici allongé en raison de l'étroitesse de l'élément, a toujours une structure nucléaire très évidente.

Les noyaux étoilés des cellules violettes sont entourés d'une petite masse de protoplasme qui se prolonge dans des directions diverses, en des trabécules minces et ramifiées, qui ne tardent pas à se perdre dans la masse du mucus violet.

Entre ces cellules glandulaires, se voient des cellules de soutènement très minces (*cc*), s'élargissant en éventail vers la surface libre pour recouvrir partiellement les extrémités arrondies des éléments glandulaires. Leur noyau linéaire, quelquefois d'une minceur extrême, est logé dans l'extrémité élargie, ou immédiatement au-dessous d'elle. Il existe un plateau très net, qui porte des cils, en général peu nombreux et peu développés sur la plus grande partie de la glande, mais devenant plus serrés et plus puissants quand on approche du bord libre du manteau.

Glandes de la gouttière suturale (pl. V-VI, fig. 8). — La gouttière suturale, comprise, comme nous l'avons dit, entre les raphés et le pli sutural, et qui forme l'extrême partie postérieure de la cavité palléale, est tapissée partout par des massifs glandulaires de structure variée.

1° Le plafond de la gouttière suturale est occupé presque en entier par la bande postérieure de la glande du raphé supérieur.

2° Dans le pli sutural même est une étroite bande glandulaire (*gl. sut.*), présentant des cryptes tout à fait semblables à celles de la glande semi-lunaire, et possédant la même structure histologique, avec les mêmes grandes cellules claires, formant le fond des cryptes, et les cellules rouges et bleues tapissant les

parties périphériques. Le mucus de ces dernières présente seulement une teinte un peu différente, et qui est identique à celle du mucus violet des cellules de la glande raphéenne.

3° Quant au plancher, il est occupé lui aussi par la bande postérieure de la glande du raphé inférieur (*gl. r'₁*) ; mais il existe, au-dessous des cellules superficielles, d'autres cellules mucipares volumineuses, du même type que les cellules blanches de la glande semi-lunaire, formant quelquefois des cryptes, mais le plus souvent isolées ou par groupes de deux ou trois et venant déboucher au dehors.

4° Enfin, comme nous l'avons déjà dit précédemment, dans l'épaisseur même du raphé inférieur, mais du côté sutural seulement, sont creusées des cryptes volumineuses (*cr. ri*), semblables à celles de la glande semi-lunaire, et disposées par groupes autour d'un même orifice commun. Ces groupes, assez régulièrement espacés, forment autant de petites masses piriformes, qui s'ouvrent sur le versant postérieur du raphé, et dont la partie convexe, très renflée, refoule devant elle la paroi antérieure du raphé, déterminant les godrons que nous avons décrits.

En remontant vers le cæcum, la puissance glandulaire de la gouttière suturale diminue assez rapidement, et les glandes ne pénètrent guère dans le plancher de la gouttière que sur le raphé même et dans le pli sutural, tandis qu'au plafond la glande raphéenne se continue beaucoup plus longtemps (1).

Histologie du cæcum. — Le cæcum n'étant qu'un prolongement de la cavité palléale, il est naturel qu'on y retrouve les diverses structures que nous a présentées celle-ci ; la chose est vraie, mais cependant avec quelques modifications (pl. III-IV, fig. 2, et fig. J du texte).

1° Notons tout d'abord que les bandes ciliées des deux raphés

(1) J. Thiele (**97**, p. 650) décrit, sur le lobe palléal inférieur, « ... un large ruban qui s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de la cavité palléale, où il cesse à droite de l'entrée du prolongement spiral; les cellules glandulaires sont dans ce ruban tout à fait semblables à celles de la glande hypobranchiale... » L'auteur réunit ainsi toutes les formations glandulaires de la gouttière suturale, sans distinguer ni les cryptes du raphé, ni les cellules violettes des glandes raphéennes.

(*rs*,*ri*), avec leurs bordures chauves, se prolongent dans le cæcum sans aucune modification, ni sans grande atténuation.

2° De part et d'autre des deux bandes, et notamment sur les deux versants du raphé inférieur, encore très saillant, comme nous l'avons dit, dans le cæcum, se voient des zones de dimensions fort inégales, qui représentent les bandes glandulaires des raphés (zgl_{1-4}). Elles comprennent deux espèces de cellules :

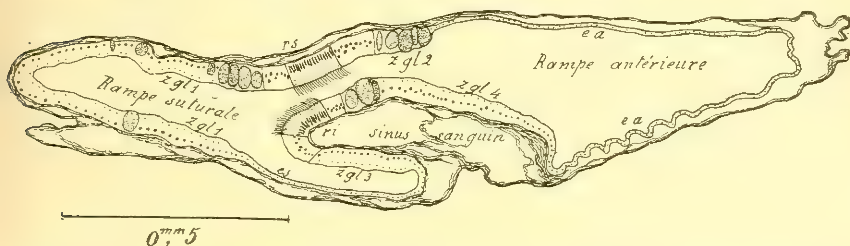


Fig. J. — *Acteon tornatilis.* — Coupe du cæcum rappelant la figure 2 de la pl. III-IV, mais dans laquelle on a supprimé les plissements dus à la contraction. Les lettres ont la même signification que dans cette figure (Voir à l'explication des planches).

a) des cellules ciliées (pl. III-IV, fig. 5, *cc*), à noyaux périphériques.

b) des cellules volumineuses cylindriques (*cgl*), atténuées vers la surface, avec un gros noyau basilaire nucléolé, relativement opaque, mais à structure évidente. Le contenu de la cellule est tantôt clair et finement spongieux, tantôt creusé de fortes vacuoles hyalines séparées par d'épaisses trabécules de protoplasme, qui lui donnent un aspect spumeux, sauf autour du noyau, entouré d'un protoplasme compact; mais, même dans ces cellules vacuolaires, la partie superficielle a l'aspect finement spongieux des cellules précédentes et l'identité des noyaux montre qu'il s'agit de cellules morphologiquement homologues. On trouve quelques cellules spumeuses à l'état sporadique dans les bandes chauves. Les cellules que nous venons de décrire, qui paraissent dépourvues de cils, représentent vraisemblablement des cellules mucipares à fonction sécrétrice réduite; ce sont les homologues des cellules à mucus violet des glandes raphéennes. D'ailleurs, de place en place, quelques-unes de ces cellules sont restées fonctionnelles : elles sont alors très renflées (fig. 2) et tout à fait semblables à celles de la glande en question, soit aux cellules violettes, soit, plus rarement, aux

cellules à grains éosinophiles. Il y en a toujours, notamment, sur chaque coupe, deux ou trois de chaque côté du raphé supérieur et sur le versant antérieur du raphé inférieur.

Ces zones glandulaires à sécrétion réduite ont d'ailleurs respectivement les mêmes dispositions que les bandes glandulaires des raphés dans la cavité palléale. Pour préciser, elles existent sur les deux versants du raphé inférieur qu'elles tapissent entièrement (zgl_3 et zgl_4). A la face supérieure, où le raphé fait une saillie minime, la zone glandulaire antérieure est très étroite (zgl_2) tandis que la zone postérieure (zgl_1) s'étend de la bande ciliée jusqu'à l'angle sutural du cæcum, comme elle le fait dans la gouttière suturale, dépasse cet angle et se prolonge sur le plancher ($zgl_{1'}$).

3° Le reste du cæcum est tapissé par un épithélium non glandulaire qui diffère dans l'une et l'autre rampe. Celui de la rampe suturale (*es*), qui appartient tout entier au plancher de celle-ci, est formé de cellules subcylindriques (pl. III-IV, fig. 6), parfois presque cubiques, présentant un noyau arrondi placé à un niveau variable, mais sensiblement médian. Leur contenu est clair, finement fibrillaire dans la partie basilaire, et elles portent de petits cils vibratiles peu nombreux et très faibles. Cet épithélium ne recouvre qu'une partie minime du plancher de la rampe suturale, au voisinage du raphé inférieur; il se continue, à partir d'une certaine distance, par l'épithélium glandulaire signalé plus haut.

4° Dans la rampe antérieure du cæcum, les cellules (fig. 2, *ea*) sont pour la plupart dépourvues de cils ; quelques-unes seulement, de place en place, sont ciliées. Dans le voisinage des deux raphés, elles sont assez hautes, avec un plateau peu net, et un assez grand nombre ont des cils; mais sur la plus grande partie de la surface, elles deviennent très basses (fig. 7), très larges, presque pavimenteuses; elles perdent leur plateau, sont presque toutes dépourvues de cils, et en arrivent à un minimum de différenciation. Dans les cellules les plus grandes, on distingue encore une structure vacuolaire analogue à celle de l'épithélium non glandulaire du manteau ; mais dans les plus petites, toute structure de ce genre cesse d'être visible, et le protoplasme paraît visiblement homogène.

En définitive, nous retrouvons dans le cæcum les types épithéliaux des régions homologues du manteau, mais avec des caractères moins accentués. En particulier la puissance glandulaire y est fort atténuée, et il faut absolument renoncer aux expressions de « glandule spirale » et de « cæcum glandulaire » employées par les auteurs.

Seules, les bandes ciliées des raphés conservent tout leur développement : ce sont les seuls organes importants qui se trouvent dans ce diverticule palléal, et c'est de ce côté que doit être recherchée la fonction de ce dernier, à moins, ce qui est peu vraisemblable étant donnée sa constance, qu'il ne doive être considéré comme un organe rudimentaire.

Histologie du bord du manteau (1). — Le bord libre du manteau, vu sur une coupe transversale, se présente comme un ourlet légèrement renflé, à section assez régulièrement arrondie. C'est l'*ourlet marginal* (pl. V-VI, fig. 2, de *x* à *y*).

Il porte, inséré à sa limite supérieure, au point où commence la lame externe du manteau, une petite lame courant tout le long du bord libre, et qui peut, contournant le labre de la coquille, se replier sur sa face externe. C'est le *repli marginal* (*rm*). Il détermine, entre lui et le manteau, une gouttière (*gm*), la *gouttière marginale*, — *gouttière palléale* de Moynier de Villepoix, — où s'engage le périostracum qui revêt extérieurement la coquille.

Immédiatement en arrière du repli marginal, l'épithélium externe du manteau débute par un fort bourrelet longitudinal, nettement limité sur ses deux bords, et qui court tout le long du bord de la coquille, immédiatement contigu à celui-ci. C'est la *bandelette marginale*, — *bandelette palléale* de Moynier de Villepoix, — ou *bourrelet marginal* (*bm*).

(1) Il n'existe à notre connaissance aucun renseignement dans la littérature sur l'histologie du bord du manteau chez les Opisthobranches. Pour les autres formes de Mollusques, il y a même fort peu de résultats publiés (voir à ce sujet Simroth, in Bronn's *Tier-Reich*, Bd. III, *Mollusca* ; Abt. II, *Gastropoda Prosobranchia*, p. 253-255). Les mémoires les plus importants à cet égard sont ceux de T. Tullberg (**82**) et surtout de Moynier de Villepoix (**92**) ; ce dernier étudie plus spécialement l'Anodonte, la Moule et l'Escargot. Nous avons dû modifier légèrement sa nomenclature qui employait des dénominations déjà préoccupées dans l'anatomie des Mollusques.

Ourlet marginal (pl. V-VI, fig. 2 et 3). — Tandis que l'épithélium général du manteau est à peu près dépourvu de cils, sauf dans ses parties glandulaires, l'épithélium de l'ourlet marginal est uniformément cilié. Il est vrai qu'il renferme aussi de nombreuses cellules glandulaires.

Les cellules fondamentales de cet épithélium sont des cellules assez hautes et minces, à noyau basilaire, arrondi, fortement coloré, à protoplasme clair, et à plateau moyennement différencié (*cc*). Elles portent de nombreux cils très serrés, mais courts, et renferment une ou deux vacuoles hyalines oblongues, à contour assez net.

Entre ces cellules, se trouvent intercalées des cellules mucipares appartenant aux types décrits précédemment : des cellules à grosses inclusions éosinophiles (*gmr*), en général très serrées, et à noyau un peu distant de la base de l'élément; des cellules à mucus floconneux (*gmb*), coloré en bleu tirant sur le violet foncé, à noyau cupuliforme, appliqué contre la paroi, et dont quelques-unes débordent notablement au-dessous de la limite interne de l'épithélium, repoussant devant elles la membrane basilaire. Quelques-unes de ces cellules violettes, complètement débarrassées de leur contenu, n'ont plus qu'une cavité centrale entièrement vide.

Sur la marge supérieure de l'ourlet, les cellules glandulaires deviennent plus rares, et finissent par disparaître, de sorte qu'il n'y a plus que des cellules épithéliales ordinaires, toutes semblables et dont les cils disparaissent peu à peu.

Au-dessous de l'épithélium, inclus dans le derme, se trouvent les corps d'autres cellules glandulaires spécialisées, qui viennent déboucher au dehors par un col plus ou moins long suivant le degré d'enfoncement du corps cellulaire. Ces cellules profondes sont elles-mêmes de deux sortes :

1° les unes (*Gr*) sont volumineuses, renflées, et possèdent un col (*cGr*) large, plus ou moins courbe, qui se dirige vers l'épithélium, et le traverse, sans diminuer brusquement son calibre au passage, jusqu'au niveau des plateaux. Le noyau de ces cellules est volumineux, avec une structure très évidente, présentant de nombreux grains de chromatine bien distincts; il est assez éloigné de la paroi et logé au sein même du proto-

plasme. Celui-ci est criblé d'une multitude de petits grains irréguliers de forme et de dimension, qui se colorent en rose par l'éosine et qui restent toujours distants les uns des autres. Malgré l'analogie de leur coloration aux réactifs, ces granulations se distinguent très nettement des gros grains rouges des cellules mucipares éosinophiles ordinaires; leur forme, leur dimension beaucoup plus petite et d'ailleurs assez variable, leur coloration rose clair et non pas rouge, ne permettent aucune assimilation. Les cellules elles-mêmes constituent un type fort différent des cellules mucipares.

Ces cellules se disposent fréquemment par groupes de quatre à huit, exactement juxtaposées, et se moulant les unes sur les autres; dans ce cas, leurs cols peuvent se diriger côte à côte vers l'extérieur en formant un véritable faisceau, comme aussi quelques-uns peuvent se séparer pour aller déboucher isolément à l'extérieur.

2° Les autres cellules (*gg*) sont plus petites que les précédentes et présentent d'ailleurs d'assez grandes variations de dimensions. Le corps de la cellule n'a guère que 15 μ de diamètre; mais il se continue par un col en général fort long et très grêle (*cgg*), dont le trajet est extrêmement flexueux, quelquefois même très bizarrement contourné. Ce col, qui a une longueur moyenne de 110 μ, sur une largeur de 1 à 2 μ seulement, se termine dans l'épithélium par une petite ampoule, en général extrêmement étroite et amincie encore à ses deux bouts, tant vers la surface externe, que vers la membrane basilaire. Ce n'est que rarement que cette ampoule intra-épithéliale, habituellement fusiforme, se renfle davantage, jusqu'à devenir presque sphérique.

Le contenu de la cellule est uniformément une sécrétion à flocons irréguliers, en général pigmentée de grisâtre, sauf dans les cellules très jeunes, et qui se continue dans le col et dans l'ampoule intra-épithéliale.

Le noyau, subcentral, a une structure beaucoup moins évidente que celui des cellules éosinophiles. Il est bien plus petit; sa coloration, qui tire plutôt sur le rose pâle, n'apparaît que très difficilement au sein de la sécrétion grisâtre qui l'entoure; il ne renferme qu'un petit nombre de caryo-

somes, et paraît même quelquefois tout à fait homogène.

Ces cellules glandulaires profondes sont exclusivement spéciales à l'ourlet marginal. Encore sont-elles localisées sur sa face inférieure et sur son contour externe, où elles forment une étroite bande bien délimitée. Toutefois, on trouve encore quelques cellules grises au delà comme en deçà de la bande en question, et elles pénètrent jusque dans le repli marginal.

Repli marginal (pl. III-IV, fig. 8 et 9, *rm*). — Ce dernier est revêtu d'un épithélium très simple à cellules uniformes, non ciliées, à protoplasme clair, présentant fréquemment une vacuole centrale hyaline à contours peu distincts ; on n'y trouve, au surplus, que quelques cellules glandulaires identiques aux cellules grises signalées plus haut, et dont le long col flexueux doit parfois suivre un long trajet parallèle à la surface, pour venir s'ouvrir au dehors, sur l'une des faces, ou même sur le bord du repli.

Bandelette marginale (mêmes figures, *bm*). — La bandelette marginale commence immédiatement après le repli marginal et se présente à l'œil nu sous la forme d'une fine ligne élevée, qui court tout le long du manteau, immédiatement au-dessous du labre de la coquille. Les coupes la montrent comme formée par un simple épaississement de l'épithélium, dont les cellules prennent une hauteur de 70 μ, tandis que, sur l'épithélium voisin, qui forme le revêtement général externe du manteau, la hauteur tombe assez brusquement (en x) à 10 μ, et s'abaisse encore quand on s'éloigne du bord. La largeur de cette bandelette est de 255 μ, c'est-à-dire environ un quart de millimètre.

L'épithélium en est fort régulier, les lignes de séparation des cellules étant toutes normales à la surface et se voyant nettement dans toute la hauteur du bourrelet.

Ces cellules sont fort minces ; elles portent un petit plateau finement strié normalement à sa surface et complètement dépourvu de cils. Au-dessous du plateau se trouve une zone de protoplasme granuleux assez dense, surmontant des vacuoles claires (v) superposées, dont chacune occupe la largeur de la cellule, et qui sont disposées sur une grande partie de la hauteur

de celle-ci en une file assez régulière. Les noyaux (*nm*) de ces cellules se trouvent à peu près à mi-hauteur, mais s'échelonnent à des niveaux assez variables d'une cellule à l'autre. Ces noyaux sont très allongés, très clairs, à caryosomes clairsemés, laissant partout voir un nucléole très net. Ils sont presque tous déformés, comme rongés ou mieux découpés à l'emporte-pièce par des échancrures arrondies, qui paraissent dues aux vacuoles voisines; on les voit en effet généralement en rapport avec une de celles-ci. Le noyau ainsi échancré présente une forme extrêmement irrégulière, et l'irrégularité est d'autant plus accentuée qu'il est placé plus haut dans la cellule.

Au-dessous du noyau, la cellule s'amincit extrêmement, au point qu'elle se réduit à un mince filament à structure fibrillaire, qui va s'attacher à la membrane basilaire.

Entre ces bases effilées s'intercalent d'autres éléments qui n'atteignent pas le bord libre, et dont l'extrémité amincie en pointe s'insinue entre les cellules précédentes. On peut les désigner sous le nom de *cellules basales* (*cb*).

Le protoplasme de ces cellules est clair, très finement granuleux, et se colore d'une façon un peu différente de celui des autres cellules; leurs noyaux (*nb*), voisins de la base de la cellule, sont pour la plupart arrondis, fortement colorés aux réactifs, et renferment de nombreux caryosomes très rapprochés les uns des autres, de façon à dissimuler le nucléole, toujours présent cependant. S'agit-il là de cellules destinées à remplacer les cellules à plateau? la chose est vraisemblable, car quelques-uns des noyaux basilaires réalisent tous les passages aux noyaux supérieurs, ce qui semble indiquer qu'il s'agit bien là d'éléments de même nature.

Au bord externe de la bandelette, sur une très faible largeur, il n'existe plus de cellules basales, mais seulement des cellules allongées, qui, par les caractères de leur noyau et de toute leur partie supérieure, paraissent identiques à celles qui forment l'élément caractéristique de la bandelette; toutefois leur partie inférieure a une structure remarquablement fibrillaire, beaucoup plus apparente que dans les précédentes (*zf*), aspect dû sans doute simplement à l'absence de cellules basales.

Les cellules de la bandelette gardent leur structure jusqu'au

bord interne de celle-ci (x); seulement les cellules y étant beaucoup plus basses et les noyaux plus rapprochés de la base, la portion fibrillaire y est moins haute, et par conséquent présente une différenciation moins apparente.

Au flanc externe de la bandelette, et dans la *gouttière marginale* (*gm*) qui la sépare du repli marginal, se trouvent sur chaque coupe un petit nombre de cellules (de une à quatre) glandulaires différenciées (*cge*), à noyau très clair, éloigné de la base, très différent de celui des cellules voisines. La forme de ces cellules est fort variable et dépend de la place qu'occupe chacune d'elles, soit sur le flanc de la bandelette, soit dans la gouttière. En tout cas, elles atteignent toujours la surface libre de l'épithélium. Leur protoplasme clair est finement réticulé et contient dans ses mailles une abondante substance hyaline. Entre elles s'intercalent de fines cellules de soutènement, de même hauteur, très étroites, presque bacillaires, avec un mince noyau submédian.

Il est vraisemblable que, conformément aux observations de Moynier de Villepoix (**92**) pour l'Escargot, cette bandelette marginale joue un rôle important dans la formation de la coquille, qu'elle allonge par apposition de nouvelles zones calcaires sur la marge même du labre. Mais la bandelette n'est pas seule chargée de cette sécrétion. Les cellules qui forment l'épithélium externe du manteau, dans le voisinage de la bandelette, ont en effet manifestement une structure très analogue à celles qui forment celle-ci (pl. III-IV, fig. 10). Elles n'en diffèrent guère que par leur taille beaucoup plus petite, qui ne permet que la présence d'un petit nombre de vacuoles ou même d'une seule (v) et par le fait que leur portion infra-nucléaire, très réduite, ne présente plus la structure fibrillaire. On est donc autorisé à admettre qu'elles ont la même fonction, mais avec une moindre activité. Elles déposent de nouvelles quantités de calcaire au-dessous de la lame qui doit son origine à la bandelette. En d'autres termes, la bandelette allonge la coquille, que le manteau épaissit ensuite.

Mais la zone d'épithélium palléal qui contribue à l'édification de la coquille est peu étendue. Quand on s'éloigne de la bandelette marginale, l'épithélium palléal externe diminue rapidement de

hauteur, jusqu'à devenir presque pavimenteux (fig. 11) ; ses cellules ont un protoplasme de moins en moins différencié ; elles renferment de petites granulations noires ou jaunes, opaques, qui ne sont que des granulations pigmentaires. En d'autres termes, elles sont de moins en moins fonctionnelles (1).

Il y a enfin tout lieu de supposer que les cellules glandulaires qui tapissent les deux parois de la gouttière marginale, et surtout celles (*cge*) qui s'ouvrent dans le fond et sur la paroi interne de cette gouttière, sont chargées de la sécrétion du périostracum.

Lamelle squamiforme (pl. III-IV, fig. 12 et 13). — La lamelle squamiforme, définie plus haut (p. 26), est une simple projection du bord libre du manteau. Elle est revêtue d'un épithélium régulier, presque cubique (fig. 13), mais muni de cils vibratiles très nombreux et très serrés, dont on peut suivre les racines presque jusque vers la base de la cellule.

Cet épithélium renferme encore quelques cellules mucipares (*cm*), et aussi quelques cellules profondes sous-épithéliales (*gg*) à mucus gris et à long col (*cgg*), semblables à celles qu'on trouve dans le derme de l'ourlet marginal.

(1) Ces cellules peuvent ultérieurement revenir à l'activité, car elles seules sont chargées de réparer les lésions accidentelles de la coquille. — Dans une note récente (*Z. Anz.*, 7 mars 1911), AUG. RUBBEL, revenant sur la question de la réparation des coquilles, constate, chez le *Margaritana margaritifera*, qu'il se forme d'abord, pour fermer la lésion, une mince pellicule de périostracum, et que, par suite, le manteau est capable de former aussi bien du périostracum que de la substance calcaire. Pareille conclusion a déjà été formulée pour l'*Haliotis*, presque dans les mêmes termes, par BOUTAN en 1898 (*C. R. Ac. Sc.*). Il nous semble qu'il y ait là une impropriété de termes : le périostracum est en effet défini, non seulement par sa constitution (conchyoline), mais aussi par sa situation et par son origine. Ce qu'il faut dire, c'est que les cellules du manteau peuvent sécréter, non pas du périostracum, mais de la *conchyoline*, et cela, on le sait depuis longtemps, puisque la conchyoline est, dans la coquille, intimement mélangée au calcaire. Les observations ci-dessus montrent simplement que les cellules, revenues à l'activité, commencent par sécréter de la conchyoline pure, ce qui est en rapport avec le fait connu que la proportion de conchyoline est beaucoup plus forte dans les coquilles jeunes et aussi dans les couches externes, les plus anciennes.

Genre **APLUSTRUM**, Schumacher 1817.

Aplustrum amplustre L.

Nous avons étudié avec quelque détail l'*Aplustrum amplustre* (L.), dont nous avons trouvé au Muséum un certain nombre d'exemplaires, rapportés en 1838 des îles Sandwich par Eydoux et Souleyet.

La synonymie de l'espèce que nous étudions ici est un peu compliquée, et nous croyons utile de rappeler les principaux noms qu'elle a reçus.

En 1758, Linné, dans la 10e édition du *Systema Naturae*, décrit (p. 727) le *Bulla Amplustre*. Le texte « B. testa subrotunda, spira elevata obtusa, fasciis incarnatis » manque de précision ; les figures citées par Linné sont au nombre de deux : la première, tirée de « *Gualtieri test.*, t. XIII, f. FF », n'a rien de commun avec notre espèce, mais s'applique à celle que nous appelons aujourd'hui *Hydatina physis* ; la seconde « *Lister conch.*, 4, f. 9, c. 10, t. 2, f. exterior » est relative à une édition ancienne de Lister, que nous n'avons pu nous procurer ; mais on considère généralement que la figure en question est celle qui est reproduite dans l'édition plus récente, publiée en 1770, du même ouvrage, dont le titre complet est : *Historiae sive synopsis methodicae conchyliorum*. Mais il faut lire alors la référence de la façon suivante : Libri IV sectio X, cap. 10, tab. 715, fig. 75. Cette planche 715 est, il est vrai, la 3e (et non la 2e) du chapitre X, mais Hanley nous apprend (*Ipsa Linn. conch.*, p. 355), à propos de *Helix scarabæus*, que les planches des anciennes éditions de Lister avaient paru dans un ordre très variable et qu'on aurait peine à en réunir deux exemplaires semblables, si bien qu'il n'y a guère lieu de tenir un compte rigoureux de ce numérotage.

La figure 75 de la planche 715, qui est la figure de droite (f. exterior pour Linné), représente, quoique médiocrement, non pas l'*Aplustrum amplustre*, mais l'*Hydatina physis* des auteurs. Nous nous trouvons donc en face d'une espèce mal définie, puisque les mots du texte : *Spira elevata... fasciis incarnatis* conviennent à l'*Aplustrum amplustre*, tandis que les figures se rapportent à une tout autre forme, *Hydatina physis*, décrite par Linné (*Bulla Physis*) immédiatement avant *Bulla Amplustre* (*Syst. Nat.*, éd. X, p. 727.).

La définition de ce *Bulla Physis* est, elle aussi, peu claire, car la référence citée par Linné en 1758 : « *Argenv. Conch.*, t. XX, fig. 1 » montre un système de coloration qui s'accorde plutôt avec *Hydatina vexillum* Chemnitz.

En 1764, dans le *Museum Ludovicae Ulricae*, p. 587, Linné a cité de nouveau *Bulla Physis* et *Bulla Amplustre*, dont nous ne pouvons séparer ici l'histoire, à cause des confusions de figures qui intéressent ces deux formes. Sous le no 221, le *Bulla Physis* est décrit, toujours avec la référence « *Argenv. Conch.*, t. XX, f. 1 »; mais si la figure rappelle plutôt, comme nous l'avons dit, l'*Hydatina vexillum*, les mots « *lineis transversis confertis purpurascentibus* » s'appliquent mieux à l'*Hydatina physis*.

Sous le no 222, Linné décrit le *Bulla Amplustre*. La référence de Gualtieri, référence inexacte, est répétée ; mais une description plus détaillée que celle de 1758 est donnée dans les termes suivants : — « ... Color albus lineis spiralibus obscurioribus, *inter quas alternatim color albus et incarnatus*. Noscitur

fasciis incarnatis et albis alternis parallelis aequalibus. » Cette description ne peut manifestement pas s'appliquer à une autre espèce que l'*Aplustrum amplustre* des auteurs. Il en résulte que le *Bulla Amplustre* de LINNÉ est clairement défini en 1764, dans le *Mus. Lud. Ulr.*, malgré une référence inexacte de figure qui subsiste encore.

Comme l'a fait remarquer HANLEY en 1855 (*Ipsa Linn. Conch.*, p. 206), cette référence inexacte a été enfin éliminée par LINNÉ en 1767, dans la 12e édition du *Systema naturae*, où nous ne trouvons plus que les indications suivantes (p. 1184) : « *381. B. testa subrotunda, spira elevata obtusa, fasciis incarnatis. M. L. U. 587, n. 222. Habitat in Asia. Testa alba fasciis rubris.* »

Cette fois, la définition est tout à fait correcte, la référence du *Mus. Lud. Ulr.* est seule citée, et la référence fautive « *Gualt. test.*, t. 13, f. FF » est transportée par LINNÉ en tête des références de son *Bulla Physis*, qui se trouve du même coup parfaitement précisé.

Nous admettrons donc, avec HANLEY, qui a retrouvé dans la collection de LINNÉ un spécimen de la présente espèce, le nom spécifique *amplustre*, qui la désigne suffisamment.

Il est bon de remarquer que nous ne connaissons de cette époque aucune figure correcte à laquelle on ait appliqué le nom de *Bulla amplustre*; c'est probablement pour cette raison que BORN, en 1780, a inexactement interprété le nom linnéen en l'appliquant à l'*Hydatina vexillum* Chemnitz.

On trouve une figure, d'ailleurs imparfaite, de notre espèce, dans MARTINI, *Conchylien Cabinet*, vol. I, 1768, p. 274, vignette 14, fig. 3, accompagnée (p. 276) de la légende: « Die Seefahne mit einzelnen schwarzen Banden. Bulla fasciis rarioribus et latis circumdata ». Cette figure serait, d'après Chemnitz (*loc. cit. infra*), empruntée à un ouvrage de VALENTYN (*Verhandeling...*), où elle a pour légende : « Een ongeneeme groote Staaten Vlaggetje » ; malheureusement nous n'avons pu nous procurer cet ouvrage de Valentyn, dont nous ignorons la date et même le titre complet. Mais une édition ultérieure publiée en 1774 sous le titre : *Abhandlung von Schnecken Muscheln und Seegewächsen, welche um Amboina und den umliegenden Inseln gefunden werden*, donne, avec la légende: « Ein paar [il n'y a cependant qu'un individu dessiné] ungemein grosse Staaten Fahnen (Staten Vlaggetjes) » une nouvelle figure qui est tout à fait satisfaisante. C'est la première bonne figure que nous connaissions.

CHEMNITZ, en 1788 (*Conchylien Cabinet*, vol. X, p. 116; pl. 146, fig. 1350 et 1351), a correctement interprété sous le nom de « *Rosae alabaster*, *Bulla amplustre Thalassiarchi*, etc. », le *Bulla Amplustre* de LINNÉ, qu'il a réuni à l'*Amplustre Thalassiarchi* Martini, et en a donné deux excellentes figures en couleur. Le nom d'*Amplustre Thalassiarchi*, sous lequel CHEMNITZ désigne l'espèce dans la liste qui se trouve quelques pages plus haut (p. 113), avait été préalablement publié, avec figure, par MARTINI dans le *Naturlexicon*, t. I, pl. 18, fig. 10; p. 383; malheureusement nous n'avons pu nous procurer cet ouvrage, qui n'est pas mentionné dans les répertoires spéciaux et dont nous ignorons même la date ; nous savons seulement, par la lecture du texte de CHEMNITZ, que cet ouvrage, antérieur naturellement à 1788, est postérieur au premier volume du *Conchylien Cabinet*, c'est-à-dire à 1768; le nom d'*Amplustre Thalassiarchi*, bien qu'il soit parfaitement net, est donc postérieur à la 12e édition du *Systema Naturae* (1767), où le *Bulla Amplustre* est suffisamment défini par LINNÉ, et c'est ce dernier nom qui doit être préféré par raison de priorité.

GMELIN, en 1790 (*Syst. Nat.*, 13e édit., p. 3426), a légèrement modifié le nom innéen en *Bulla Amplustra*, auquel il a donné comme références les seules

figures de Chemnitz, et les auteurs subséquents ont pris tantôt le nom spécifique linnéen ainsi défini, tantôt le nom de Martini *Thalassiarchi*.

En 1789, Bruguière (*Encyclopédie*, p. 381) a corrigé le nom linnéen en *Bulla aplustre* et en donne la signification, tirée, dit-il, « des ornements de la poupe des vaisseaux des Romains et des banderoles dont elles (*sic*) étaient garnies ». Mais, en somme, rien n'indique que ç'ait été là le véritable sens attribué par Linné à son nom spécifique, et nous ne croyons pas qu'il soit permis de corriger ainsi le nom primitif.

Schumacher, en 1817 (*Essai d'un nouveau système*, etc..., p. 208), mentionne notre espèce sous le nom d'*Aplustrum fasciatum*. Bien qu'il fasse erreur sur le nom spécifique, qui est celui d'une tout autre espèce, il a bien en vue l'*Aplustrum amplustre*; sa description, les figures citées à l'appui, qui sont celles de Chemnitz, et la référence d'*Amplustre Thalassiarchi* Martini, ne laissent aucun doute à cet égard.

C'est la seule espèce qu'il place dans son nouveau genre *Aplustrum*, expressément défini par lui dans une diagnose. Nous acceptons donc *Aplustrum* comme nom générique, bien que Martini ait dit antérieurement *Amplustre Thalassiarchi*, car cet auteur n'a pas défini génériquement ce terme, et il n'employait d'ailleurs pas méthodiquement la nomenclature binaire.

Notre espèce s'appellera donc *Aplustrum amplustre* (Linné 1767) Schumacher 1817. Cette dénomination se trouve pour la première fois intégralement dans Mörch, *Catal. Yoldi*, 1852.

Swainson (*A treatise on Malacology*, 1840, p. 360), a orthographié sans raison ce nom *Aplustra*, en donnant une référence d'ailleurs erronée de Sowerby.

Reeve (*Conchologia Iconica*, pl. I, fig. 2 *a*-2 *g*), a donné une série de bonnes figures de notre espèce sous le nom d'*Aplustrum thalassiarchi*.

Par sa columelle tordue et fortement échancrée à la base, le genre *Aplustrum* se distingue facilement du genre *Hydatina* Schumacher 1817, dont le type est *Bulla physis* Linné. L'aspect de ce dernier est plus scaphandroïde, et nous pensons que cette distinction générique peut être maintenue. Nous verrons que l'anatomie confirme cette séparation (Voir p. 71).

Nous pouvons résumer ceci dans le tableau synonymique suivant, réduit aux références essentielles.

1758. *Bulla Amplustre*. Linné, *Syst. Nat.*, Ed. X, p. 727.
1764. *Bulla Amplustre*. Linné, *Mus. Lud. Ulr.*, p. 587.
1767. *Bulla Amplustre*. Linné, *Syst. Nat.*, Ed. XII, p. 1184.
17.... *Amplustre Thalassiarchi*. Martini, *Naturlexicon*, t. I, tab. 18, fig. 10; p. 383 (*fide* Chemnitz).
17.... *Staaten Vlaggetje*. Valentyn, *Verhandeling...*, tab. 2, fig. 19; p. 67 (*fide* Chemnitz).
1768. *Bulla fasciis rarioribus*, etc. Martini, *Conchylien Cabinet*, vol. I, vignette 14, fig. 13 (p. 274); légende p. 276.
1774. *Staaten-Fahne* (*Staten Vlaggetje*). F. Valentyn, *Abhandlung von Schnecken, Muscheln und Seegewächsen welche um Amboina und den umliegenden Inseln gefunden werden*, p. 141; pl. II, fig. 19.
1788. *Amplustre Thalassiarchi*. Chemnitz, *Conch. Cabinet*, vol. X, p. 113.
1788. *Rosae Alabaster*, *Bulla amplustra Thalassiarchi*, etc. Chemnitz, *ibid.*, p. 116; pl. 146, fig. 1350, 1351.

1789. *Bulla aplustre.* Bruguière, *Encyclopédie*, p. 381.
1790. *Bulla Amplustra.* Gmelin, *Syst. Nat.*, éd. XIII, p. 3426.
1817. *Aplustrum fasciatum.* Schumacher, *Essai d'un nouveau syst.*, etc. p. 208.
1840. *Aplustra pulchella.* Swainson, *A tr etise on Malacology*, p. 360.
1850. *Bulla* (*Aplustrum*) *Thalassiarchi* Mart. Adams et Reeve, *Thes. Conch.* t. II, p. 564; pl. CXIX, fig. 1 (animal); pl. CXX, fig. 4, 5, 6 (excellentes figures).
1852. *Aplustrum amplustre.* Mörch, *Catalogus Conchyliorum quae reliquit... de Yoldi*, p. 137.
1868. *Aplustrum thalassiarchi.* Reeve, *Conch. Iconica*, pl. I, fig. 2a.-2g.

Nous avons cru devoir entrer dans ces quelques détails, qui risquent de paraître fastidieux au lecteur, dans le désir de préciser la détermination de l'espèce que nous étudions ; il arrive fréquemment en effet que l'anatomie varie notablement d'une espèce à une autre très voisine, et bien des discussions stériles n'ont eu d'autre cause que l'insuffisante détermination de certains anatomistes. Nous aurons soin, à propos de chaque espèce, de citer une figure précise qui définisse sans ambiguïté la forme examinée.

Le seul auteur, à notre connaissance, qui se soit occupé de cette espèce au point de vue anatomique est R. Bergh (**01**, p. 250); mais sa description ne renferme que fort peu de renseignements, en raison, dit-il, du mauvais état des spécimens qu'il a eus à sa disposition.

La coquille des *Aplustrum* (fig. K *2*) est ample ; elle peut, dans notre espèce, loger tout l'animal, lorsqu'il est rétracté. C'est à cet état que se trouvent tous nos exemplaires. Cette rétraction complète entraîne une déformation si grande que nous avons dû, pour rendre intelligible la figure d'ensemble de l'animal séparé de sa coquille que donnons Pl. I, fig. 5, nous aider de la représentation de l'animal vivant donnée par Quoy et Gaymard (*Voyage de l'Astrolabe*, Atlas, pl. 26, fig. 4), que nous reproduisons ci-contre (fig. K *1*). On comprendra qu'une telle reconstitution ne peut être qu'approximative.

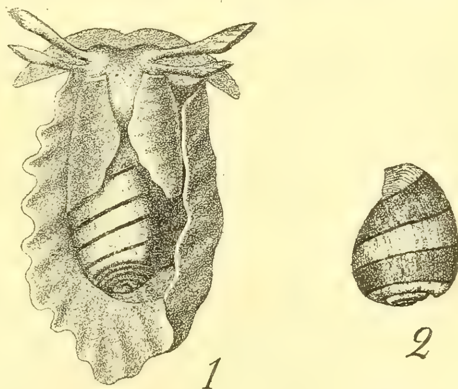


Fig. K. — *Aplustrum amplustre.* — 1, figure de l'animal, copiée de Quoy et Gaymard : — 2. coquille, d'après nature.

Mais la cavité palléale est bien conservée dans quelques exemplaires, ainsi que les organes qu'elle renferme, et nous en avons pu faire une étude assez complète.

La forme et la disposition des organes palléaux révèle le caractère archaïque du genre *Aplustrum*, caractère beaucoup plus accentué qu'on ne l'avait considéré jusqu'ici, et qui rattache assez étroitement ce type au type *Acteon*.

La fente palléale est, comme toujours, placée latéralement. Cette fente est fort large; le pilier d'attache antérieur en est beaucoup plus reculé vers la gauche que chez Actéon, et la fente, par suite, a pour plancher, sur une assez grande étendue, la masse viscérale post-céphalique. Mais elle s'étend aussi fort loin en arrière. Il ne faut donc pas la regarder comme étant antérieure, ce que laisserait supposer peut-être la figure 5 de la pl. I, où la fente palléale paraît superposée à la tête elle-même, comme chez un Prosobranche. On ne doit pas oublier que cette figure représente l'animal à l'état de rétraction, et par conséquent assez déformé. Au surplus, le lecteur aura une idée parfaitement exacte de la question par la figure originale de Quoy et Gaimard, (fig. K *1*), qui montre manifestement la position latérale de cette fente palléale. La figure de la coquille, que nous avons dessinée d'après nature, fait voir également la position franchement latérale du labre. En fait, la disposition est la même que chez les Actéons, avec seulement une extension un peu plus grande de la fente vers la gauche. Le fait a son importance, car *Aplustrum*, bien que, par l'ensemble de ses caractères, un peu moins archaïque qu'*Actéon*, apparaît ainsi comme très rapproché de la base phylogénique des Tectibranches.

Le lobe infrapalléal est assez étroit. Au niveau du pli sutural, les deux lobes, infléchissant légèrement leurs bords en arrière, déterminent une échancrure très sensible de l'extrémité du pli sutural; nous avons ainsi la première indication d'un *sinus cloacal* (pl. I, fig. 5, *s. cl*), mais encore peu indiqué, en comparaison du développement qu'il prend dans d'autres formes.

Le lobe infrapalléal présente une *expansion épicochléaire* (*lip*), très analogue à celle d'Actéon, mais d'une forme un peu différente. Elle porte une crête interlobulaire, séparant les deux

lobules ordinaires, qui sont fortement plissés dans le sens longitudinal. Pas plus que chez Actéon, cette expansion épicochléaire ne recouvre une partie étendue de la coquille, bien qu'elle soit déjà un peu plus développée et que l'ébauche du sinus cloacal exagère encore son importance. De même aussi que chez Actéon, l'expansion épicochléaire continue seulement le lobe infrapalléal, sans qu'il y ait de bourrelet de séparation, ni de changement d'orientation entre les surfaces de l'une et de l'autre. Les divers spécimens examinés nous ont d'ailleurs montré de grandes variations dans les dimensions de l'expansion épicochléaire, et, dans un des individus au moins, elle atteignait une longueur au moins triple de celle qui est figurée. Il est possible qu'il n'y ait à voir là que des états de rétraction différents. Peut-être est-ce cette expansion épicochléaire qui est représentée par une sorte de lobe membraneux assez étendu, figuré d'une façon très vague par Quoy et Gaimard entre le pied et la coquille, contre la spire de cette dernière.

Sur le même niveau que l'expansion épicochléaire, le lobe suprapalléal porte une *lamelle squamiforme* (*l. sq*) analogue à celle d'Actéon, mais elle est notablement plus grande que chez ce dernier; elle est tronquée en angle aigu du côté sutural et limite nettement en ce point le sinus cloacal.

La cavité palléale est encore assez vaste, mais notablement moins cependant qu'elle ne l'est chez *Acteon*. Cette cavité présente un *cæcum palléal* manifeste (*C*), correspondant à celui d'Actéon, mais extrêmement réduit par rapport à ce qu'on voit chez ce dernier, et d'autant moins évident que son extrémité libre, en se détachant de la cavité palléale, se soude avec le bord postérieur du muscle columellaire (*m. col*), et passerait facilement inaperçue à un examen un peu superficiel (1). Sa valeur morphologique n'est d'ailleurs nullement douteuse, car on y retrouve les deux raphés caractéristiques.

La *branchie* d'*Aplustrum* (pl. II, fig. 1, *Br*, *Br'*) est très volumineuse et très longue, et paraît, comme du reste toutes les

(1) Bergh (**01**, p. 250), déclare qu'il n'a pu s'assurer de sa présence.

parties externes, parapodies, tentacules, et, nous l'avons déjà indiqué, expansion épicochléaire, présenter une grande extensibilité. Le mésentériole antérieur (*mes. br*) prend son origine sur le manteau à une assez grande distance du pilier commissural, jusqu'à 3 millimètres sur l'un des individus étudiés.

Les feuillets résultant du plissement de la lame branchiale, au lieu de présenter leur partie la plus saillante vers le milieu et de s'atténuer progressivement à leurs deux extrémités en s'unissant aux sinus afférent et efférent, se prolongent en une pointe très longue, fortement plissée elle-même dans sa longueur. Cette pointe se projette transversalement de part ou d'autre, en s'éloignant de l'axe de la branchie. Comme les plis formant ces feuillets tournent alternativement leur convexité vers le dessus et vers le dessous de la lame branchiale, les pointes saillantes que nous venons de décrire se projettent alternativement elles aussi, celles du dessus en arrière, celles du dessous en avant, dépassant notablement le bord libre correspondant. C'est ainsi que sur la figure 1 de la pl. II, où c'est la face inférieure de la branchie qui est visible sur le plafond palléal rejeté en arrière, le bord postérieur afférent de la lame branchiale est complètement caché par les feuillets, tandis que le bord antérieur, qui fait suite au mésentériole, laisse voir les feuillets supérieurs, qui le dépassent sensiblement. C'est là du moins ce que montrent les individus où les feuillets sont à l'état d'extension; chez ceux où les feuillets sont rétractés, les pointes saillantes sont notablement moins marquées, et la disposition de la branchie se rapproche alors bien davantage de ce qu'on voit dans les autres Bulléens primitifs.

En arrière de la branchie, les plis deviennent beaucoup moins saillants; peu à peu leurs pointes s'atténuent, et ils finissent par ne plus être que des plis transversaux, de plus en plus simples à mesure qu'on s'approche de l'extrémité postérieure de la branchie (en *Br'*).

Considérée dans son ensemble, la branchie d'*Aplustrum* est coudée comme celle d'Actéon, la portion postérieure (*Br'*) étant dirigée sensiblement d'arrière en avant, tandis que la pointe (*Br*), formant avec la précédente un angle brusque, se projette du côté droit vers la fente palléale.

Comme d'habitude, le bord postérieur (afférent) de la lame branchiale vient se souder au plancher de la cavité palléale (lobe infrapalléal) au niveau du sinus périrectal, immédiatement en arrière de la papille anale.

Cette dernière (*A*) a la même position que dans Actéon ; elle est assez éloignée de la gouttière suturale, et l'anus s'ouvre vers le fond postérieur de la cavité palléale, à une grande distance du sinus cloacal.

A partir de sa soudure postérieure, la lame branchiale se prolonge fort loin en arrière, comme dans Actéon, mais beaucoup plus encore que dans ce dernier genre. Il en résulte que, dans cette région, la lame branchiale se trouve soudée par ses deux bords et constitue ainsi une sorte de cloison, longuement oblique, qui se prolonge en arrière et à gauche, et y divise la cavité palléale en deux parties, l'une sous-branchiale, l'autre supra-branchiale, terminées l'une et l'autre en cul-de-sac. Mais la première est très courte, tandis que la seconde va beaucoup plus loin, et c'est elle qui forme la majeure partie du cæcum réduit dont nous avons parlé plus haut.

Le *rein* (*R*), très mince et logé tout entier dans le manteau, comme c'est la règle chez tous les Tectibranches, a la forme d'un ovale allongé, placé à gauche de la branchie, qui lui est contiguë sur une grande longueur. De l'autre côté, le rein confine au péricarde, qui est encore assez développé et a, comme chez Actéon, une direction presque longitudinale.

L'*orifice rénal* (*or*) se trouve tout à fait en avant du rein, près du péricarde. Cet orifice conduit dans une sorte de vestibule libre de trabécules glandulaires, et en ce point la paroi rénale paraît très épaisse et assez fortement musculeuse.

Les *voies afférentes de la branchie* ne présentent rien de particulier, sauf la grande longueur de la région lacunaire par où, à la base de la branchie, le sinus afférent communique avec le sinus périrectal.

Les *voies efférentes* rappellent ce que montre l'Actéon (Voy. figure D, page 20). Il existe, ici encore, deux sinus efférents, l'un pour la partie basilaire, l'autre par la portion terminale ;

dans ces deux sinus, le sang marche, pour ainsi dire, en sens inverse, de façon à converger au milieu à peu près de la branchie, dans la veine collectrice. Cette dernière, pour se rendre au péricarde, contourne le bord antérieur du rein et atteint le bord gauche de celui-ci; mais, à la différence de ce qui a lieu chez Actéon, elle est assez courte, et il en résulte que le cœur, tout en continuant à être presque longitudinal, est très rapproché de la portion antérieure du rein, et commence même à le contourner, disposition qui fait le passage à celle des formes plus évoluées, où le cœur, venu cette fois en avant du rein, aura une direction franchement transversale.

Les deux *raphés* sont très analogues à ceux d'Actéon, et ils courent parallèlement au pli sutural. Le raphé supérieur (pl. I, fig. 5, *rs*) est à peine saillant et porte une bande ciliée très étroite. Le raphé inférieur, au contraire, est très volumineux, en raison du fort sinus sanguin placé à son intérieur. Ce raphé paraît avoir les mêmes caractères que chez Actéon, bien que l'état de conservation des individus ne nous ait pas permis de pousser très avant la comparaison. Il porte, lui aussi, sur sa crête une bande ciliée étroite semblable à celle du raphé supérieur.

Les deux bandes ciliées se prolongent jusqu'au bord libre du manteau, et s'y terminent par une extrémité recourbée, légèrement élargie en spatule. Le raphé supérieur finit un peu en avant de la lamelle squamiforme que porte le lobe suprapalléal, tandis que le raphé inférieur vient aboutir à l'origine de la crête interlobulaire de l'expansion épicochléaire.

Les *régions glandulaires* présentent la même localisation que chez Actéon. Il existe dans la région antérieure du manteau une glande bien nettement limitée (pl. I, fig. 5, *gl*), qui correspond à la glande semi-lunaire d'Actéon; mais elle affecte ici la forme d'un ruban à bords sensiblement parallèles, qui court parallèlement au bord libre du manteau ; elle est fortement colorée en jaune sur les individus conservés en alcool, et se prolonge assez loin, en avant du pilier commissural, dans la gouttière palléale antérieure.

Bien que nous n'ayons pu en étudier la structure histologique, elle paraît constituée par des cryptes glandulaires, qui viennent s'ouvrir à la périphérie dans la cavité palléale, et ne semblent pas différer de ce que nous a montré Actéon.

Arrivée au voisinage du raphé supérieur, cette glande se recourbe vers la gauche, pour suivre pendant quelque temps un trajet parallèle au raphé *(glande raphéenne)*, et s'arrêter brusquement à peu de distance du point de courbure. La structure paraît se continueridentique jusqu'à cette terminaison.

Une seconde glande (*gl'*) tout à fait isolée de la précédente (1), mais de structure apparemmentidentique, se retrouve de l'autre côté du raphé, entre la bande ciliée et le pli sutural. Elle ne dépasse que de très peu, vers la gauche, la glande précédente.

Enfin, de part et d'autre du raphé inférieur, et jusque sur les deux versants de ce raphé, existent deux autres glandes semblables, allongées parallèlement au raphé, mais elles aussi d'assez courte étendue; ces quatre glandes parallèles se terminent sensiblement au niveau de la papille anale.

Au delà, vers le fond du cæcum, existent encore d'autres formations glandulaires, qui courent parallèlement aux raphés, et forment des bandes plus limitées le long de ceux-ci; mais ces dernières paraissent sécréter un mucus tout différent, et qui, en particulier, ne présente pas la teinte jaune caractéristique de la sécrétion des glandes précédentes.

C'est, en somme, avec quelques variantes, la répartition que nous avons déjà décrite chez Actéon.

Affinités du genre *Aplustrum*.

Bien qu'il ait été frappé (**02**, p. 335) des particularités du genre *Aplustrum*, R. Bergh ne nous semble pas l'avoir suffisamment séparé des autres genres qu'il place dans ses *Bullacea*, puisqu'il le range (p. 336) dans sa famille des *Bullidæ*. C'est avec raison, à notre avis, que Paul Fischer (**87**, p. 560) en a fait une famille spéciale, la famille des

(1) C'est vraisemblablement l'ensemble de cette glande et de la précédente qu'a vu R. Bergh (**01**) p. 250, sans en définir la nature glandulaire ; il se contente, en effet, de dire : « Le long du bord du manteau existe une ligne noire [?] interrompue. »

Aplustridæ, dont il n'a cependant pas indiqué les affinités.

La description qui précède a nettement montré combien l'organisation d'*Aplustrum* rappelle celle d'*Acteon*.

Signalons tout particulièrement les points suivants : — profondeur de la cavité palléale ; — grand développement de la branchie, et son prolongement en arrière de l'origine du sinus branchial afférent ; — double courbure de la branchie, qui n'a subi la détorsion que dans sa portion terminale ; — prosotocardie du cœur ; — structure identique du raphé supérieur et du raphé inférieur dans les deux types ; — existence d'une lamelle marginale squamiforme, en rapport avec la terminaison du raphé supérieur ; — expansion épicochléaire peu étendue et constituée de manière semblable ; — glande à mucus de même disposition générale et de même structure ; — rétractilité complète de l'animal dans la coquille (au moins pour les s.-g. *Aplustrum* et *Bullina*) ; — pénis traversé par le canal déférent (R. Bergh, **01**, p. 241) (disposition diaule).

Ces caractères anatomiques qui rapprochent les *Aplustridæ* et les *Acteonidæ* concordent avec les caractères sur lesquels s'appuient les conchyliologistes : la *radule*, dans les deux familles, a, en effet, la même formule **n-0-n**, le nombre **n** étant assez grand. Ce sont les deux seules formes de Bulléens chez lesquelles le rachis soit nu ; par là *Aplustrum* se sépare des Bullidés proprement dits, qui ont des dents médianes, et doit être retranché de cette famille. De même, par leur *coquille*, dont les tours sont nombreux et la spire restée très apparente, les *Aplustrum* se rapprochent encore des *Acteonidæ*.

Nous concluons donc que la famille des *Aplustridæ*, établie par Paul Fischer dès 1883, doit se placer dans le voisinage immédiat des *Acteonidæ*. Ce sont, par conséquent, des formes assez rapprochées de l'origine du phylum Opisthobranche. Ils sont d'ailleurs plus évolués que les *Acteonidæ*, comme le montre surtout le raccourcissement de la veine collectrice, qui a amené le cœur en avant du rein, et tend à le faire devenir pleurotocarde, sans y arriver complètement. La disparition de l'opercule, l'aplatissement de la pointe de la coquille, le développement des parapodies, etc., marquent aussi un état d'évolution plus avancé et, par tous ces caractères,

les *Aplustridæ* font le passage des *Acteonidæ* aux *Bullidæ*.

Le genre *Aplustrum*, qui ne comprenait pour son fondateur Schumacher qu'une seule espèce, a été étendu après lui par l'adjonction d'autres espèces. Bergh, en particulier, a étudié, comme appartenant à ce genre outre la forme dont il est ici question, quatre autres espèces.

D'autre part, ce genre, ainsi compris, est subdivisé par P. Fischer en 3 sous-genres :

Aplustrum (*s. str.*) Schumacher 1817.
Bullina Férussac 1821.
Hydatina Schumacher 1817.

Or Bergh, dans toutes les espèces étudiées par lui appartenant aux deux derniers sous-genres, et notamment dans les génotypes cités par P. Fischer (*B. undata* Br., *H. physis* L.), décrit un cæcum libre, bien développé et enroulé en spirale en même temps que la masse viscérale, et la figure qu'il donne du cæcum d'*Aplustrum* [*Hydatina*] *velum* Gmelin montre bien l'importance qu'il présente dans cette espèce.

Cet auteur n'a pu, par contre, le mettre en évidence dans *A. amplustre*, mais il admet cependant qu'il existe bien développé, puisqu'il donne comme caractère générique la présence d'une *glande spirale*, et sans doute a-t-il mis son impuissance à la découvrir sur le compte du mauvais état de ses exemplaires. Nous savons, au contraire, que, s'il existe, c'est avec des dimensions très minimes, et la différence est telle qu'il y a lieu de se demander si on ne doit pas séparer génériquement les *Aplustrum* (*s. str.*) et les autres formes affines.

La famille des *Aplustridæ* comprendrait ainsi au moins deux genres :

Aplustrum Schumacher.
Hydatina Schumacher.

Quant à la constitution de ce dernier genre, dont nous n'avons pu étudier aucune espèce, il ne nous appartient pas de dire s'il doit rester indivis, ou être décomposé en deux genres, *Hydatina* Schum. et *Bullina* Férussac.

GENRE **SCAPHANDER**, Montfort 1810.

Sc. lignarius Linné, **Sc. puncto-striatus** Mighels.

Nous avons pu faire une étude approfondie du *Scaphander lignarius*, que nous nous sommes procuré en abondance grâce à l'obligeance du personnel de la Société scientifique d'Arcachon, auquel nous adressons tous nos remerciements. Nous avons aussi, à titre comparatif, étudié un jeune spécimen, provenant de la Station zoologique de Naples, et qui avait été spécialement préparé pour servir à nos études histologiques.

D'autre part, nous avons aussi examiné des exemplaires de *Scaphander puncto-striatus* Mighels, appartenant aux collections du Muséum et recueillis par l'expédition du « Talisman » dans les parages des Açores (Açores, Cap Ghir, Pico).

Le *Scaphander lignarius* a été défini sans ambiguïté par LINNÉ, et il nous suffira de donner ci-après quelques réferences concernant cette espèce.

1758. *Bulla lignaria*. LINNÉ, *Systema Naturae*, Ed. X, p. 727.
1767. — LINNÉ, *Syst. Nat.*, Ed. XII, p. 1184.
1790. — GMELIN, *Syst. Nat.*, Ed. XIII, p. 3425.
1810. *Scaphander lignarius*. MONTFORT, *Conchyl. Syst.*, vol. II, p. 325, avec figure de la coquille.
1850. *Bulla* (*Scaphander*) *lignaria*. ADAMS, *Thes. Conch.*, vol. II, p. 584; pl. CXIX, fig. 3 (animal) et pl. CXXI, fig. 47 (animal).
1878. *Scaphander lignarius*. G. O. SARS, *Mollusca regionis arcticæ Norvegiæ*, p. 292; pl. 18, fig. 7 (coquille) et pl. 26, fig. 4 (animal).

Quant au *Scaphander puncto-striatus*, il n'a donné lieu à aucune difficulté d'interprétation systématique ; les premières références sont médiocres, mais G. O. SARS a très bien figuré cette espèce en 1878. Le lecteur trouvera dans la dernière référence indiquée ci-après une liste synonymique aussi complète que possible.

1841. *Bulla punctostriata*. MIGHELS, Proc. Bost. Soc. of. Nat. Hist., t. 1, p. 49.
1842. — — MIGHELS et ADAMS, *Descr. of 24 sp. Sh. of N. England*, Boston Journ. of Nat. Hist., t. IV, p. 43; pl. IV, fig. 10 (médiocre).
1878. *Scaphander puncto-striatus*. G. O. SARS, *Mollusca Reg. Arct. Norv.*, p. 292; pl. 18, fig. 6.
1911. *Scaphander punctostriatus*. DAUTZENBERG et H. FISCHER, *Moll. prov. des camp. de l'Hirondelle et de la Pr. Alice dans les mers du Nord*, pl. 34 (Sous presse).

Le *Sc. lignarius*, espèce très commune, a été l'objet de nombreuses études. Voici la liste des principaux ouvrages qui renferment quelques renseignements anatomiques :

Cuvier, 1810 (*Bulla lignaria*); — Vayssière (**80** et **85**, p. 25 à 29); — F. Bernard (**90**, p. 293 : Structure des feuillets branchiaux); — Pelseneer (**94**, p. 9-10; fig. 16-19 et 21); — Gilchrist (**94**); — Mazzarelli (notes diverses); — Guiart (**01**); — R. Bergh (**01**, p. 262-274).

Par contre, R. Bergh seul (**01**, p. 272-274) a donné quelques renseignements anatomiques sur le *Scaphander puncto-striatus*.

Il nous semble tout à fait superflu de donner une description générale de cette espèce, connue de tous, qu'est le *Scaphander lignarius*.

On connaît la forme très allongée de la région céphalopédieuse, montrant à la face dorsale le large *bouclier céphalique* (pl. II, fig. 2, *b. ceph*), et, à la face ventrale, le *pied*, qui se relève légèrement sur les côtés pour former des parapodies rudimentaires. Ce pied ne présente pas de sole adhésive aplatie différenciée, comme chez les formes rampantes ; il a au contraire une surface fortement convexe, qui se continue sans interruption avec les parois latérales des parapodies, forme qui est manifestement en rapport avec la vie fouisseuse de l'animal. Tout l'épithélium qui le tapisse est recouvert de cils vibratiles très courts (7 μ environ), mais très drus et très serrés, tant sur le pied lui-même, que sur les parapodies, et dont nous avons pu constater l'activité sur le vivant.

La masse viscérale, renfermée dans la coquille, est placée au-dessus et en arrière de la masse céphalo-pédieuse. Vue par la face dorsale (pl. V-VI, fig. 10), elle présente un contour elliptique, le grand axe de l'ellipse étant dirigé, par rapport au plan de symétrie de la masse céphalo-pédieuse, obliquement de gauche à droite et d'avant en arrière. Le contour de l'ellipse est très régulier dans sa partie antérieure et dans sa partie droite; il est légèrement tronqué en arrière, et atténué de façon à reproduire le contour de la coquille.

Manteau. — La fente palléale est franchement rejetée sur le côté droit; le pilier commissural antérieur (*c.ant*) est situé exactement au niveau du bord postérieur droit du bouclier céphalique.

Comme chez tous les Tectibranches primitifs, la gouttière palléale (*gp*), qui commence en avant de ce pilier commissural, passe transversalement au-dessus de la région post-céphalique et se continue sur le côté gauche ; le repli qui la forme s'applique alors sur la columelle de la coquille, et finit par aboutir en arrière, après un demi-tour complet, au lobe infrapalléal, tandis que le muscle columellaire lui aussi vient s'accoler intimement à la face inférieure de ce lobe et va se terminer sur le pli sutural (fig. L, *m. col'*, et fig. M, *mcp*).

Les deux lobes palléaux présentent la disposition ordinaire. Le lobe infrapalléal est très épais, très musculeux (1), et s'oppose par là au lobe suprapalléal qui est très mince. Son expansion épicochléaire est volumineuse, très charnue, très épaisse, et s'applique par l'une de ses faces sur l'avant-dernier tour de la coquille (Voir la note de la p. 8).

La surface visible extérieurement de cette expansion forme avec la surface du lobe infrapalléal proprement dit, c'est-à-dire avec le plancher palléal, un angle dièdre très prononcé. L'arête en est très accentuée, et c'est cette arête qui, placée au-dessous du bord libre du lobe suprapalléal et parallèlement à lui, forme en fait la lèvre inférieure de la fente palléale. Cette disposition n'existait pas dans les formes plus primitives ; elle est en rapport avec le développement plus grand de l'expansion épicochléaire, qui, de ce fait, prend une section transversale à peu près triangulaire.

Le *pli sutural*, qui sépare le lobe suprapalléal du lobe infrapalléal, présente la localisation ordinaire qui lui a valu son nom, mais il est marqué à son extrémité d'une différenciation spéciale qui n'existait en aucune façon chez *Acteon* et qui était à peine indiquée chez *Aplustrum*. Il s'arrête en effet à une certaine distance du labre de la coquille (fig. M), et, à partir de ce point, sur une certaine longueur (*scl-ps*), les deux lobes palléaux présentent un bord libre, comprenant entre eux une fente, placée à peu près sur le prolongement du pli sutural. Cette fente apparaît ainsi comme un prolongement,

(1) Cuvier (**1810**) l'a mentionné et désigné sous le nom de « lobe charnu » ; il est figuré très exactement par Pelseneer (**94**, fig. 16).

un sinus de la fente palléale ; c'est par là que se fait la sortie de l'eau qui a servi à la respiration et qui entraîne les déjections et les excrétions des organes débouchant dans la cavité palléale. Nous rencontrons ici pour la première fois, bien caractérisée, la disposition que nous avons désignée dans l'aperçu général sous le nom de *sinus cloacal* (*s. cl.*).

Au delà même du point où les deux lobes ont effectué leur réunion, c'est-à-dire au delà de la terminaison de la fente palléale, le sinus cloacal se continue par une petite gouttière, déterminée par le fait que l'extrême bord des deux lobes reste libre quelque temps encore, pour ne se rejoindre que plus loin. Ces deux bords épaissis forment autour de la gouttière en question un ourlet très développé et hérissé de nombreuses petites papilles (*ps*), à l'extrémité duquel vient se rattacher le pli sutural lui-même.

Le pli sutural limite en arrière le *cæcum palléal* (*Cp*) qui, chez le *Sc. lignarius*, est très développé, très volumineux et s'enroule en même temps que la masse viscérale et parallèlement à elle, tout contre l'apex ombiliqué de la coquille.

Il semble atteindre l'extrémité même de la cavité coquillère, et dépasse par suite le sommet du tortillon, de sorte qu'il occupe seul, sur une certaine étendue, la portion apicale de la coquille. Le muscle columellaire, que nous avons vu s'accoler intimement au lobe infrapalléal, se continue au delà de la gouttière cloacale, et on le retrouve, accolé au pli sutural, à la base du cæcum, sur lequel il se continue en s'atténuant, mais sur une très faible longueur (*mcp*).

Le cæcum a, dans toutes ses parties, une paroi molle, de même aspect que le reste du manteau, et creusée, comme nous le montrera l'étude des coupes, d'importantes lacunes sanguines. Cependant, tout à fait à l'extrémité, son bord sutural devient fortement musculeux sur une certaine longueur ; il se constitue ainsi une petite bandelette blanche, bien visible à l'œil nu.

Dans le *Sc. puncto-striatus*, le cæcum est beaucoup moins développé, au point même qu'il ne s'enroule pas de façon appréciable (fig. L, *Cp*).

Disposition des organes palléaux. — Malgré le nombre des auteurs qui ont étudié le *Scaphander lignarius*, il n'existe, il faut le reconnaître, aucune bonne description, exacte et précise, de la cavité palléale de ce Mollusque (1), et nous sommes conduits à insister sur ce point plus que nous n'aurions pensé d'abord avoir à le faire. La disposition des organes palléaux est assez profondément modifiée, par rapport à ce que nous ont montré les types précédents, en raison du déplacement qu'a subi le cœur : celui-ci s'est porté tout à fait en avant, tout en restant toujours à gauche, c'est-à-dire dans le fond de la cavité palléale. Ce déplacement est déterminé par le raccourcissement de la veine collectrice, qui est devenue presque nulle, si bien que l'oreillette fait directement suite au sinus collecteur (pl. V-VI, fig. 10).

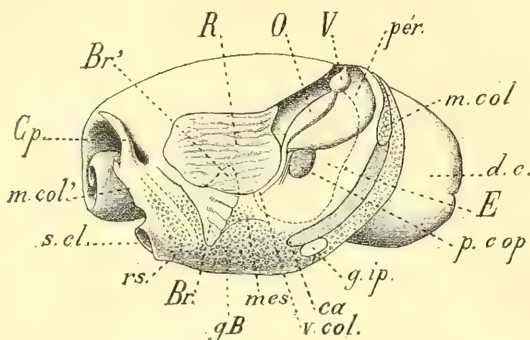


Fig. L. — *Scaphander puncto-striatus*. — *R*, rein ; *pér*, péricarde ouvert, montrant le cœur ; *O*, oreillette ; *V*, ventricule ; *m. col*, muscle columellaire ; *d. c*, disque céphalique ; *E*, pièces calcaires de l'estomac, apparaissant par transparence à travers la cavité palléale ; *p. cop*, poche copulatrice ; *g. ip*, glande intrapalléale ; *ca*, pilier commissural antérieur ; *v. col*, grande veine collectrice ; *mes*, mésentériole branchial antérieur ; *gB*, glandes de Blochmann ; *Br*, branchie ; *Br'*, sa pointe postérieure ; *rs*, raphé supérieur ; *s. cl*, fente ou sinus cloacal ; *m. col'*, extrémité postérieure du muscle columellaire ; *Cp*, cæcum palléal.

Le cœur lui-même a subi de ce fait une rotation d'environ 135°, sa direction faisant maintenant un angle d'environ 45° avec l'axe du corps.

(1) Comme figures, nous ne possédons guère que des dessins représentant les organes vus par transparence à travers le manteau, tels qu'on les voit après avoir sorti l'animal de la coquille. [Cuvier (**1810**), pl. II, fig. 9 ; — Vayssière (**80**), pl. X, fig. 85, reproduite dans Vayssière (**85**), pl. I, fig. 15 ; — Pelseneer, pl. III, fig. 19)]. La représentation en est, sur toutes ces figures, très vague, extrêmement schématique, et, ce qui est plus fâcheux, en général assez inexacte. Aug. Köhler (**94**) donne une figure exacte, mais elle aussi très schématique, du plafond de la cavité palléale vu par sa face inférieure ; encore n'en représente-t-il que la partie antérieure. Nous ne citons que pour mémoire le dessin schématique donné par Guiart (**01**, pl. II), dans lequel il ne s'est visiblement pas préoccupé de la forme exacte des organes.

Dans son ensemble, le **cœur** (1), logé dans son péricarde, a une forme très allongée, recourbée en arc, à concavité postérieure. L'*oreillette*, à parois extrêmement minces, est relativement volumineuse, longue et étroite, dirigée obliquement de gauche à droite et d'avant en arrière; le *ventricule* est au

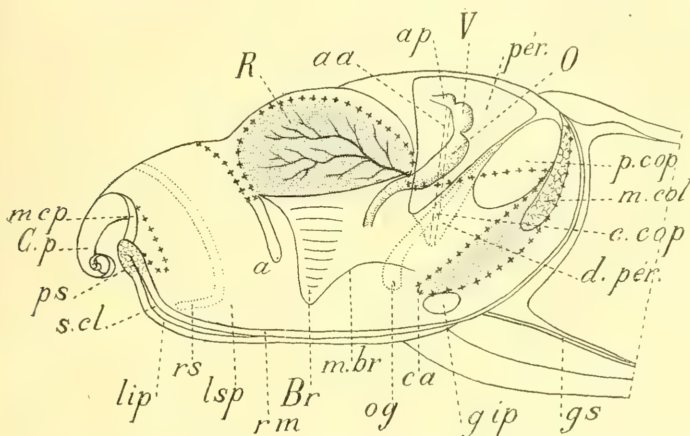


Fig. M. — *Scaphander lignarius*. — Schéma de la disposition générale des organes palléaux, supposés vus en place par transparence à travers le manteau : — *R*, rein ; *aa*, aorte antérieure ; *ap*, aorte postérieure ; *pér*, péricarde ; *V*, ventricule ; *O*, oreillette ; *p. cop*, poche copulatrice ; *c. cop*, canal de la poche copulatrice ; *m. col*, muscle columellaire ; *d. pér*, diverticule du péricarde longeant l'aorte antérieure ; *gs*, gouttière séminale ; *g ip*, glande intrapalléale ; *ca*, pilier commissural antérieur ; *og*, orifice génital ; *m. br*, mésentériole branchial antérieur ; *Br*, pointe libre de la branchie ; *a*, anus ; *rm*, repli marginal ; *lsp*, lobe suprapalléal ; *rs*, bandelette ciliée du raphé supérieur ; *lip*, lobe infrapalléal ; *s. cl*, sinus cloacal ; *ps*, zone papillaire de la commissure cloacale ; *Cp*, cæcum palléal ; *mcp*, extrémité postérieure du muscle columellaire finissant au pli sutural. Le trait formé par une série de croix (+++++++) indique la limite de la cavité palléale.

contraire fort réduit, avec une paroi épaisse et musculeuse. Il s'incline, par rapport à l'oreillette, à gauche et en arrière, et l'*aorte*, qui en part, après avoir montré à sa naissance la glande vasculaire sanguine désignée par les auteurs sous le nom de *crête de l'aorte*, se divise tout de suite en deux branches : l'*aorte postérieure* (fig. M, *ap*), qui pénètre tout de suite dans le foie, et l'*aorte antérieure* (*aa*), qui, se recourbant en crosse en dessous, va s'accoler au plancher du péricarde, sur lequel on la suit fort longtemps, se dirigeant vers la droite.

Le *péricarde* est très vaste, tout à fait disproportionné par

(1) Le cœur et le péricarde ont été assez exactement, mais très brièvement décrits par R. Bergh (**01**, p. 269).

rapport au volume du cœur, disproportion qui s'accentue encore, comme nous le verrons plus tard, dans d'autres types. Sa forme est extrêmement anfractueuse, car il se moule sur les organes voisins (gésier, foie, rein, annexes de l'appareil génital) ; sa paroi supérieure est formée par le manteau même, ou plus exactement par le tégument qui continue la lame externe du manteau ; sa paroi inférieure au contraire se confond avec la paroi de la masse viscérale céphalo-pédieuse, et il envoie même un diverticule (*d. pér*) accompagnant l'aorte antérieure, qui pénètre assez avant dans cette masse viscérale au-dessous du plancher de la cavité palléale.

Allant ainsi du plancher au plafond de la cavité palléale, le péricarde interrompt complètement celle-ci, la divisant en deux parties, dont chacune s'approfondit vers la gauche, en avant et en arrière de lui ; comme, à la partie postérieure, le cæcum palléal détermine un autre prolongement indépendant, la cavité palléale peut être décrite chez Scaphandre comme formée de trois régions, communiquant largement entre elles sur le côté droit, vers la fente palléale, mais se séparant complètement en arrière. Il en résulte que les contours de la cavité palléale sont fort irréguliers.

Ces trois régions sont très inégalement développées.

La région antérieure (pl. V-VI, fig. 10, *D. ant*), placée en avant du péricarde et du sinus branchial efférent, ou, ce qui est la même chose, de la ligne d'attache de la branchie, tourne légèrement en avant son extrémité profonde, terminée en cul-de-sac. Cette région, le diverticule antérieur, ne renferme pas d'organe important. Elle se loge au-dessus de la partie postérieure du gésier et s'insinue au-dessous d'une partie de la *poche copulatrice* (*p. cop*). Celle-ci se présente sous la forme d'un sac assez régulièrement ovoïde, allongé presque parallèlement au bord antérieur du manteau ; son contour est très net, et sa couleur, très caractéristique, est d'un jaune d'œuf grisâtre, assez opaque, modifié cependant souvent par la couleur brunâtre du contenu de la poche. Sur un individu dont la coquille avait 45 millimètres de long, les

dimensions de cette poche sont de 14 millimètres de long sur 8 millimètres de large; mais elle peut être relativement beaucoup plus petite. L'extrémité droite de la poche copulatrice est amincie, fermée en cul-de-sac, et entièrement logée dans le plafond palléal, de façon qu'elle fait saillie dans la cavité palléale. L'extrémité gauche fait au contraire corps avec la masse viscérale, mais elle est placée immédiatement au-dessous du tégument, si bien que la poche copulatrice est tout entière visible par transparence à travers le manteau, dès qu'on a enlevé la coquille de l'animal. C'est latéralement, du bord postérieur de la poche copulatrice, que part le canal (1), qui descend obliquement le long de la paroi péricardique, pour revenir, à droite, déboucher dans le vestibule génital (fig. M, *c. cop*).

Dans ce diverticule antérieur il faut encore signaler l'*osphradium*, situé sur le pilier commissural, sous la forme d'une petite fossette, non pigmentée, creusée dans un bouton à peine saillant; elle est superposée au *ganglion osphradial*, d'ou part le nerf branchial.

Le second diverticule est de beaucoup le plus considérable. Il comprend le rein et la branchie. Le rein est tout entier logé dans la portion du manteau qui forme le plafond de ce diverticule, et le contour de ce dernier suit exactement le contour du rein; aussi s'enfonce-t-il très profondément vers la gauche, pour, en arrière, revenir vers la droite, en suivant le bord postérieur du rein, puis pendant quelque temps le rectum, placé dans la même direction. C'est donc ce dernier qui forme la limite postérieure de ce second diverticule. Mais bientôt le lobe suprapalléal se sépare de lui, et le rectum se continue, attaché au lobe infrapalléal, pour se terminer, encore fort loin du bord libre de la fente palléale, par une petite papille au sommet de laquelle est l'anus (*a*).

Le rein (*R*), d'une coloration jaune orange sale, sur le vivant, est d'une très grande minceur, de forme ovale, encore aminci

(1) Ce canal est figuré inexactement par PELSENEER, GUIART et BERGH comme partant de l'extrémité droite.

sur les bords. Il est constitué par un parenchyme affectant l'aspect d'un réseau de lamelles peu serré et délicat, parcouru par un riche système de lacunes sanguines, visibles à la surface, immédiatement au-dessous du tégument, aussi bien du côté externe que du côté de la cavité palléale. Les premières constituent les voies efférentes, les secondes les voies afférentes du rein. Nous reviendrons tout à l'heure sur ce point en étudiant la question de la circulation générale du manteau.

L'*orifice rénal* (pl. II, fig. 3, *o. r*) se présente sous la forme d'une boutonnière, placée au sommet d'une large, mais fort basse papille, qu'on voit tout près du vaisseau branchial afférent, non loin du point où celui-ci sort du sinus périrectal.

La **branchie**, d'un jaune rougeâtre sur le vivant, s'aperçoit facilement par transparence à travers le manteau, dès qu'on a enlevé la coquille; elle est relativement courte. Elle se présente sous la forme d'une bande de godrons très serrés, légèrement arquée en arrière, et dont la direction générale est à peu près perpendiculaire au bord palléal. Elle se termine de part et d'autre en pointe, pointe très obtuse vers le fond de la cavité palléale, pointe mousse mais plus accentuée du côté droit. Cette dernière pointe est libre de toute attache (pointe libre de la branchie), et peut quelquefois faire saillie au dehors, en dépassant légèrement le bord libre du manteau.

Comme chez les autres Tectibranches, cette branchie est constituée par le plissement très accentué (fig. N) d'une lame branchiale, lame sensiblement horizontale, qui n'est autre chose qu'un repli du feuillet interne du manteau, et s'attache par conséquent à celui-ci; il en résulte que la branchie divise le diverticule moyen de la cavité palléale en deux étages superposés : l'étage supérieur, très resserré, puisque la branchie touche presque le manteau, vient se terminer en cul-de-sac le long du bord droit du rein ; l'autre, beaucoup plus profond, passe sous la branchie et sous le rein et s'étend jusqu'à la limite gauche de celui-ci.

La forme de la lame branchiale est assez différente de ce que nous avons vu chez Actéon, et on peut la décrire comme quadrangulaire, en raison de ce fait que sa ligne d'attache au

manteau est brisée en deux parties : l'une longeant la limite du rein, l'autre antérieure, fortement arquée, suivant le grand sinus collecteur qui ramène le sang à l'oreillette. Cette complication de la ligne d'attache de la branchie tient en premier lieu au déplacement du cœur que nous avons signalé plus haut, et en second lieu au grand développement que prend le sinus collecteur qui amène le sang à l'oreillette.

Les plissements n'intéressent qu'une faible largeur de la lame branchiale ; ils sont disposés transversalement par rapport à la direction générale de la branchie proprement dite. Ces plissements se continuent directement en arrière jusqu'au rein, au lieu de se recourber, comme chez Actéon, le long du sinus afférent, de sorte qu'il reste un mésentériole postérieur (*mes.p*) libre de plis branchiaux sur une certaine étendue.

Le plissement de la branchie est assez compliqué : on distingue tout d'abord, sur chacune des faces, de sept à neuf plis principaux (fig. N, *1-7*, *1'-7'*), chacun d'eux déterminant une forte saillie, séparée de la saillie voisine par une profonde dépression, à laquelle correspond un pli saillant sur la face opposée. Chacun des plis principaux est lui-même compliqué de très nombreux plis secondaires, dirigés eux aussi transversalement, si bien qu'on peut comparer la branchie à une étoffe gaufrée, qu'on aurait en outre plissée parallèlement au gaufrage. Ces plis secondaires sont eux-mêmes compliqués de plis tertiaires.

Les plis secondaires n'atteignent pas la base du pli principal, qui, en ce point, est indivis et présente un contour presque régulièrement arrondi. C'est ce que montrent les plis *1-3*, *3'-5'*, de la fig. N (1), qui sont coupés près de leur base.

Cette disposition est particulièrement caractérisée du côté afférent, où les voies sanguines paraissent, même à l'examen

(1) Comparer cette figure, dessinée à la chambre claire, à la représentation photographique d'une coupe, pratiquée à peu près de la même façon, que donne Aug. Köhler (**94**, pl. VI, fig. 19). Cette photographie est très sensiblement identique aux coupes que nous avons étudiées nous-mêmes, mais elle ne montre pas les différences notables des parties afférentes et efférentes; cela tient, comme nous le prouve la comparaison avec nos propres coupes, à ce qu'elle est menée très sensiblement suivant l'axe même de la branchie.

macroscopique, fort nettement délimitées, ce que confirmera l'étude histologique qui sera traitée plus loin. Sans qu'on puisse dire qu'il s'agisse là de véritables vaisseaux, on voit, en examinant l'aspect extérieur de la branchie, le sinus afférent

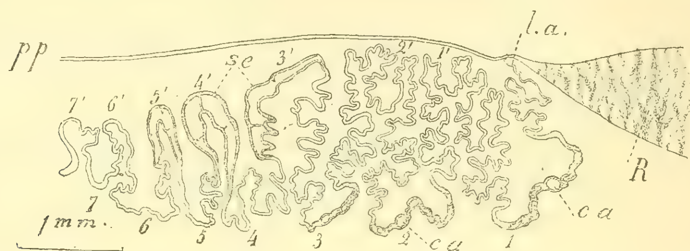


Fig. N. — *Scaphander lignarius*. — Coupe de la branchie, montrant en *1-7*, *1'-7'* les plis principaux : — *pp*, plafond palléal ; *R*, rein ; *la*, lame d'attache de la branchie ; *ca*, cavités canaliformes afférentes ; *se*, sinus efférents (× 13).

Cette coupe est sensiblement parallèle à l'axe de la branchie, mais cependant un peu oblique par rapport à cet axe ; elle est aussi un peu oblique par rapport au plafond palléal. — Les plis *3'-5'* sont coupés près du sinus efférent et montrent chacun une vaste nappe sanguine qui va déboucher dans ledit sinus. Les plis *3-5* sont coupés plus près de l'axe de la branchie et montrent un plissement plus accentué et une nappe sanguine mince. Les plis *1'-2'* sont sectionnés plus près encore de l'axe, le plissement y est maximum et la nappe sanguine extrêmement mince. Enfin les plis *1-3* sont intéressés par la coupe à quelque distance du sinus afférent et montrent les cavités canaliformes endiguées qui aboutissent à celui-ci.

se poursuivre, tout le long de l'organe respiratoire, comme un canal remarquablement endigué ; il donne à chaque pli saillant de l'une et de l'autre faces branchiales, une branche, qui se divise presque immédiatement en un plus ou moins grand nombre de rameaux plus petits, mais tous également bien endigués, et courant sur l'arête saillante de chaque pli secondaire. Ce sont eux qui se remplissent dès l'abord, au début d'une injection. Mais la masse injectée ne tarde pas à pénétrer dans les surfaces latérales des plis, montrant que les canaux communiquent largement avec les lacunes intrabranchiales. Celles-ci occupent en fait la plus grande partie de la branchie, et, dans presque toute l'étendue des replis branchiaux, il n'existe, entre les deux faces tapissées par l'épithélium, qu'une lacune très mince, entièrement remplie par le sang, de façon que la branchie tout entière est occupée par une vaste nappe sanguine d'une extrême minceur.

Le côté efférent ne montre plus de cavités sanguines endiguées, comme le côté afférent : la lacune se continue jusqu'à la

base efférente du repli, en s'élargissant seulement par écartement des deux lames; il n'y a pas trace de vaisseaux efférents, les lacunes efférentes se mettant directement et largement en communication avec le sinus efférent. Lui-même est fort incomplètement endigué, mais présente cependant une épaisse tunique musculaire sous-jacente à l'épithélium.

La pointe postérieure de la branchie n'a pas, comme la pointe antérieure, d'existence effective : c'est plutôt une saillie qu'une pointe, et elle est due à ce que, dans cette région postérieure, les plis branchiaux sont très allongés, très saillants, et s'inclinent fortement dans la direction du rein, au fur et à mesure qu'on s'approche de celui-ci. Cette disposition n'existe d'ailleurs qu'à la face inférieure (que représentent les figures 2 et 3 de la pl. II); ces figures diffèrent dans une mesure appréciable de celles données par Pelseneer (**94**, fig. 21) et par Aug. Köhler (**94**, fig. 59), qui sont fortement schématisées et qui ne montrent ni la pointe postérieure, ni la forme réelle de la branchie.

Sur la face supérieure, il n'y a pas de pointe apparente, et la branchie vient se terminer exactement au bord d'insertion de la lame branchiale.

Le **diverticule postérieur de la cavité palléale** a pour partie caractéristique le *cæcum*, dont nous avons dit le grand développement et la forme extérieure; au cæcum se rattache tout naturellement la partie de la cavité palléale comprise entre le pli sutural et le rectum.

Les formations les plus notables de cette région sont le *sinus cloacal* défini et décrit plus haut (Voir p. 75), et les deux *raphés*, *supérieur* et *inférieur*.

Raphés. — Les deux raphés ont chez le Scaphandre une disposition tout à fait comparable. Le *raphé inférieur* (pl. II, fig. 2, *ri*) ne forme pas la volumineuse saillie qui le caractérisait chez Actéon. Elle était due d'ailleurs, on se le rappelle, à la présence de cryptes glandulaires creusées dans son épaisseur. Ces cryptes n'existent pas ici, et la saillie du raphé inférieur, déterminée seulement par le sinus sanguin qu'il ren-

ferme, n'est que fort peu accentuée. Les injections montrent que ce sinus, dont la limite antérieure est très nette, est beaucoup moins bien délimité en arrière, où il communique avec les lacunes voisines du lobe infrapalléal.

Le *raphé supérieur* (fig. 2 et fig. 3, *rs*) a, de son côté, la forme d'une longue saillie en dos d'âne très surbaissé et peu accentuée, d'ailleurs assez régulièrement calibrée. Elle suit une direction sensiblement parallèle au pli sutural et se dirige vers le bord libre du manteau, où elle vient se raccorder, sous un angle très aigu, avec la saillie qui règne tout le long de celui-ci.

La saillie du raphé est déterminée, comme d'ailleurs la saillie marginale du manteau, par l'existence d'un sinus sanguin volumineux creusé dans son épaisseur. Les coupes nous le montrent comme fort incomplètement endigué par des trabécules couvertes de cellules de Leydig, qui arrivent par places à former de véritables massifs. Il communique latéralement avec les petites lacunes palléales voisines.

La caractéristique la plus frappante de chacun des deux raphés est la *bande épithéliale* qui le surmonte, bande à contours nettement délimités et produite uniquement par une différenciation spéciale de l'épithélium en cette région (bande ciliée et bordures chauves [Voir plus loin, p. 124]). Ces bandes épithéliales se voient tout de suite à l'œil nu, et ne peuvent passer inaperçues, même à un examen superficiel de la cavité palléale; pourtant elles ont échappé à plusieurs observateurs, et ceux qui les ont vues ne leur ont accordé aucune importance (1).

Elles sont, en effet, fort larges, puisque, sur un individu, il est vrai, de grande taille, elles ne mesurent pas moins de $2^{mm},5$ d'un bord à l'autre.

Elles ne sont pas liées d'une façon absolue aux raphés qui les supportent. Pour le raphé supérieur, par exemple, la bande ciliée est localisée exclusivement sur le versant antérieur du

(1) Vayssière, Guiart et Aug. Köhler ne les mentionnent pas; Pelseneer (94, p. 9), ne les signale que dans le cæcum. Cuvier (1810) figure (pl. 2, fig. 10, *y*) un volumineux bourrelet unique, qu'il définit: « corps glanduleux tapissant un sinus de la cavité des branchies qui s'étend dans la spire [cæcum] », et lui assigne comme rôle probable la production de la pourpre. R. Bergh (*loc. cit.*) paraît les avoir réellement vues, bien que sa description s'écarte beaucoup de ce que nous avons observé nous-mêmes.

raphé (pl. II, fig. 3), si bien que l'un de ses bords occupe la crête de celui-ci.

Avant que le raphé n'atteigne le bord libre, la bande ciliée fait un coude brusque, en suivant assez librement l'angle aigu formé par le raphé et le sinus marginal en arrière de lui. Elle se dirige obliquement vers le bord du manteau, — c'est-à-dire en se rapprochant de lui et en remontant légèrement sur la saillie du sinus marginal, — pour aboutir au voisinage du sommet de l'angle cloacal. Elle se termine, avant d'y arriver, par une extrémité arrondie ou légèrement renflée en spatule, à contours très nettement délimités.

Les deux raphés se continuent d'autre part dans le cæcum, mais en s'atténuant notablement, surtout le raphé supérieur, qui ne présente plus aucune saillie appréciable et n'est plus guère marqué que par sa bande épithéliale, elle-même quelquefois légèrement excavée suivant son axe. Le raphé inférieur est toujours plus marqué : l'un et l'autre conservent d'ailleurs, avec tous leurs caractères, et la bande épithéliale différenciée superficielle, et le sinus sous-jacent. La bande continue à être très large (un peu moins toutefois évidemment que dans la cavité palléale) ; elle y conserve la même différenciation en s'interposant entre les deux rampes (suturale et antérieure).

Les bandes ciliées des raphés ont pour rôle d'assurer la circulation de l'eau dans la cavité palléale. Nous avons pu reproduire sur des Scaphandres vivants les observations que nous avions faites et publiées (**10**) sur *Haminea hydatis*. Les cils des raphés sont très puissants et déterminent un courant intense. Lorsqu'on regarde de face un lambeau de manteau comprenant une portion du raphé, et sur lequel on a laissé tomber de fines poudres colorées, on voit les grains de poudre, s'ils arrivent au voisinage de la bande ciliée, être transportés brusquement de l'autre côté ; ils semblent sauter d'un bord à l'autre du raphé. Le courant est dirigé d'avant en arrière et détermine un appel d'eau de la portion antérieure de la cavité palléale vers la portion postérieure. L'eau ainsi appelée est remplacée par une nouvelle quantité pénétrant par la portion antérieure de la fente palléale.

Chez les Scaphandres, l'entrée de la cavité palléale est beaucoup moins rétrécie que chez *Haminea*; mais, par contre, le grand développement que prend le cæcum, tout le long duquel se continue le raphé et se propage l'appel d'eau, augmente notablement cet appel, qui se fait alors par toute l'étendue de la portion préraphéenne de la fente palléale. D'autre part, cette extension du cæcum oblige le courant à remonter largement vers le fond de la cavité palléale, le forçant ainsi à irriguer abondamment la branchie tout entière.

Circulation du manteau (fig. O). — La presque totalité du sang veineux, qui doit traverser le manteau pour se rendre au cœur, provient du *sinus périrectal* (*spr*). Il y arrive, comme le montrent les injections, des lacunes intrapédieuses, des lacunes interhépatiques, et vraisemblablement aussi de la grande cavité céphalo-pédieuse. Le sinus périrectal communique avec les lacunes du manteau et des organes connexes par un large orifice en boutonnière, situé exactement à l'origine du cæcum palléal, et sur le bord même du rein.

A peu de distance de ce point partent :

1° les voies afférentes du rein (*R*) ;

2° le sinus afférent de la branchie.

a) Les *voies afférentes du rein* occupent, comme nous l'avons dit, la face interne de la glande, tournée vers la cavité palléale; les voies efférentes sont, au contraire, immédiatement sous-jacentes au tégument dorsal, qui double la coquille. Ces dernières aboutissent finalement dans la *grande veine collectrice* (*v. col.*), tout près du point où celle-ci aboutit dans l'oreillette. Le sang qui traverse le rein revient donc directement au cœur sans avoir respiré. Mazzarelli (**00**, VI) a compris déjà le Scaphandre dans la liste qu'il donne des Tectibranches où les lacunes du rein communiquent directement avec le cœur. C'est d'ailleurs la disposition que l'un de nous a décrite chez certains Prosobranches et notamment chez le Vermet et la Littorine (1).

b) Le *sinus afférent de la branchie*, dont nous avons montré

(1) R. Perrier (**89**, p. 189 et 200 ; pl. X, fig. 50).

plus haut les caractères et dont nous étudierons ultérieurement la structure histologique, se présente sous la forme d'un canal paraissant très nettement individualisé, qui prend naissance au point susindiqué dans le sinus périrectal, en arrière du rectum. Il court le long du bord du mésentériole postérieur de la branchie, croise le rectum en passant au-dessus de lui, et arrive à la branchie même, dont il longe le bord jusqu'à la pointe libre. Il communique avec les lacunes intrabranchiales des divers replis, y compris celles qui forment la pointe postérieure de la branchie.

Après avoir traversé la branchie, le sang se rassemble dans le *sinus branchial efférent*. Celui-ci prend son origine à la pointe libre de la branchie, et suit son bord antérieur. Il se met finalement en communication avec le grand sinus collecteur, et par lui avec le cœur.

Le *grand sinus collecteur* (*s. col.*) est creusé dans la paroi du manteau, à la limite du diverticule antérieur de la cavité palléale, et il se présente comme un large conduit arqué, dont la convexité regarde en arrière du côté de la branchie. Il prend son origine dans le voisinage du pilier commissural antérieur, en un point où viennent aboutir conjointement trois systèmes de cavités sanguines : 1° le *sinus marginal latéral*; 2° le *sinus marginal antérieur* ; 3° un ou deux petits canaux sinueux et ramifiés où convergent les lacunes du plafond du diverticule antérieur (*d. ant.*).

Tandis que ces dernières voies sanguines sont très peu importantes et ne méritent pas de retenir davantage notre attention, les deux sinus marginaux sont très volumineux et amènent un volume de sang relativement considérable.

Par cette expression de « sinus marginal », on doit entendre non pas une voie sanguine en forme de canal plus ou moins régulier, mais un système de larges lacunes irrégulières, assez mal délimitées, traversées d'ailleurs par des trabécules plus ou moins épaisses, et communiquant avec les autres lacunes dont le manteau est creusé sur presque toute sa surface. Ce sont, en d'autres termes, des espaces lacunaires, qui ne se distinguent des autres lacunes palléales que par les dimensions

mêmes des cavités qui s'y trouvent, mais qui, par contre, offrent au sang un passage plus facile et servent de véritables canaux de drainage. Aussi ces sinus sont-ils bien mis en évidence par les injections colorées poussées dans le système lacunaire du manteau. Une abondante traînée de matière à injection s'observe alors tout le long du bord libre, et c'est

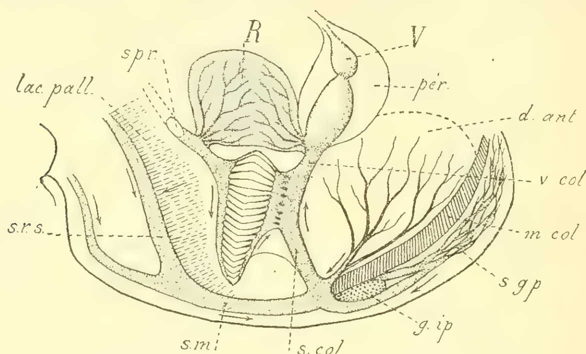


Fig. 0. — *Scaphander lignarius.* — Schéma de la circulation palléale : — *R*, rein ; *V*, ventricule ; *pér*, péricarde ; *d. ant*, plafond du diverticule antérieur de la cavité palléale avec ses lacunes sanguines ; *v. col*, grande veine collectrice ; *m. col*, muscle columellaire ; *s. g. p*, lacunes du repli palléal supracéphalique ; *g. ip*, glande intrapalléale ; *s. col*, sinus collecteur ; *s. m*, sinus marginal latéral ; *s. r. s*, sinus du raphé supérieur ; *lac. pall*, lacunes palléales suprabranchiales ; *spr*, sinus périrectal.

l'espace qu'elle remplit que nous désignons sous le nom du sinus marginal.

a) Le très volumineux *sinus marginal latéral* (*sm*) court en arrière le long du bord libre du manteau, jusqu'à la fente cloacale, et il se prolonge sur le bord de la lèvre supérieure de cette fente, jusqu'à la commissure cloacale, où il continue plus ou moins directement le sinus marginal du lobe infrapalléal. Le bord tout entier du manteau est ainsi occupé par un long sinus marginal continu. Ce sinus reçoit le *sinus du raphé supérieur* et le *sinus du raphé inférieur*, qui ont la même constitution assez vague définie pour le sinus marginal. Dans le sinus marginal latéral se rassemble en définitive le sang qui revient de la plus grande partie du manteau, notamment du cæcum palléal et de la portion sus-branchiale ; dans cette dernière région, en particulier, on voit de très fines lacunes (*lac. pall.*), dirigées parallèlement les unes aux autres, et très rapprochées, qui viennent aboutir directement

soit dans le sinus du raphé, soit dans le sinus marginal.

b) L'autre sinus marginal, le *sinus marginal antérieur*, vient du repli palléal qui forme le plafond de la gouttière supracéphalique. Ce second sinus prend son origine dans les lacunes (*sgp*) creusées dans toute l'étendue de ce repli ; il n'acquiert une lumière appréciable qu'à peu de distance de sa terminaison, mais accroît alors rapidement son volume en embrassant la glande intrapalléale, et c'est dans sa direction que se continue en réalité le sinus collecteur.

Ce dernier reçoit, en résumé, tout le sang qui a circulé dans le manteau et a formé dans cet organe une nappe presque continue.

Une fois constitué, le sinus collecteur, dans son trajet arqué, se rapproche de la branchie, et vient se placer côte à côte avec le sinus branchial efférent. Les deux cavités sanguines communiquent alors largement l'une avec l'autre ; elles n'en formeraient même qu'une seule, si de volumineuses trabécules musculo-conjonctives ne venaient les séparer, trabécules assez régulièrement disposées, et visibles même par transparence à l'examen macroscopique, mais laissant entre elles de volumineux orifices, mal délimités d'ailleurs, par où le sang passe facilement dans le sinus collecteur.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer la ressemblance curieuse qui existe entre cette disposition et celle décrite par Bouvier et Fischer (**02**, pl. III, fig. 5), dans le *Pleurotomaria Beyrichi*: dans ce type existent, en effet, deux sinus parallèles, communiquant l'un avec l'autre par toute une série de petites lacunes allant transversalement de l'un à l'autre. La ressemblance est même beaucoup plus grande que ne semble l'indiquer le schéma donné par ces auteurs, et ressort davantage de l'examen de leurs figures 6 à 9.

Le sinus collecteur se continue enfin par *la grande veine collectrice* (*v. col.*), qui arrive au cœur, et, si nous rappelons que, près de sa terminaison dans le cœur, cette veine collectrice reçoit le sang qui a traversé le rein, nous aurons défini toutes les connexions de cet important canal sanguin, qui ramène à l'oreillette tout le sang que reçoit le cœur, sang qui vient exclusivement du manteau et des organes connexes.

On peut conclure de cette description que le sang qui arrive

au cœur a en partie subi la dépuration urinaire, en partie respiré, soit dans la branchie même, soit dans une région quelconque du manteau ; il semble bien certain, en effet, que l'hématose peut se faire d'une façon plus ou moins intense dans toutes les régions du plafond palléal.

Structure histologique des organes palléaux de Scaphandre.

Épithélium général du manteau. — L'épithélium général du manteau est relativement peu élevé (pl. VIII-IX, fig. 4) ; son épaisseur moyenne est de 12 μ ; mais cette épaisseur présente de grandes variations, en raison des ondulations très étendues de la membrane basilaire, ondulations que comble l'épithélium, dont la surface extérieure reste assez régulière ; les hauteurs des cellules varient, de ce chef, du simple au double, puisqu'elles peuvent aller de 7 à 17 μ.

Ces cellules (*a*) sont relativement larges, presque cubiques; leur noyau, très volumineux, très clair, faiblement coloré par l'hématoxyline, est situé près du milieu de la cellule ou un peu plus bas que ce milieu. Le protoplasme de ces cellules, clair à la base, plus dense au-dessus du noyau, est très peu différencié, avec seulement de très fines granulations, ou paraissant presque homogène.

Les cellules se terminent en haut par un plateau peu différencié, mais, tandis que les unes sont nues, les autres portent des cils, et, comme chez Actéon, la répartition des cellules ciliées est très irrégulière. Les cils, tels que les montre l'observation superficielle d'un lambeau de manteau étudié sur le vivant, sont disposés de place en place en bouquets et présentent une longueur d'environ 12 μ, sensiblement égale à la hauteur des cellules qui les portent.

Parfois, au milieu des cellules précédentes, on en trouve d'autres de même forme, mais à noyau plus compact et à protoplasme plus épais. Enfin d'autres éléments (*b*) sont beaucoup plus étroits, parfois extrêmement minces, surtout au voisinage des cellules mucipares, à la compression desquelles ils paraissent devoir, au moins en partie, ce changement de

forme. Le protoplasme est ici plus dense, le noyau plus compact, en général allongé, quelquefois même linéaire, en raison de la forme de la cellule, coloré tantôt en violet, tantôt en rouge par l'hématoxyline. Malgré ces variations, il ne semble pas y avoir de différences essentielles entre ces diverses cellules, entre lesquelles, en somme, on peut trouver tous les intermédiaires possibles.

On rencontre en outre, çà et là, quelques cellules mucipares caliciformes (*c*, *d*), du type ordinaire si fréquent chez tous les Mollusques ; leur noyau est appliqué contre la paroi, dans la mince couche pariétale de protoplasme qui persiste seule ; elles renferment un mucus qui se colore en violet par les réactifs employés (hématoxyline et éosine). Ces cellules mucipares, relativement rares, sont en général peu développées et ne dépassent pas la hauteur de l'épithélium environnant.

A cet épithélium général nous devons rattacher, pour compléter sa description, des cellules glandulaires profondes, isolées, peu nombreuses, dont le corps tout entier est inclus dans le derme et se rattache à l'épithélium seulement par un col assez court. Ces cellules sont constamment vides et présentent seulement une couche pariétale de protoplasme, avec un petit noyau appliqué contre la paroi. Elles sont assez voisines de l'un des types de cellules glandulaires décrits par Blochmann (**83**, fig. 2) chez les Aplysies. Elles en diffèrent cependant par leur noyau très petit, par leur col beaucoup moins différencié, par leur rareté relative, et aussi, semble-t-il, par la nature de leur sécrétion.

Structure de la branchie (fig. P et Q). — La branchie du Scaphandre présente, dans ses grands traits, la même structure histologique que celle de l'Actéon, mais cependant avec une différenciation notablement supérieure.

Comme toujours, elle se compose, dans toutes ses parties, de deux surfaces épithéliales parallèles, entre lesquelles se trouve un stroma mésodermique (musculo-conjonctif), creusé d'espaces sanguins, formant presque partout une lacune sensiblement continue (voir fig. N).

L'écartement des deux surfaces épithéliales est loin d'être

partout constant. Il varie de la même façon dans chacun des replis, suivant le point de ce repli que l'on considère.

On a vu qu'il faut reconnaître à chaque repli deux zones, une zone afférente et une zone efférente. Si l'on fait une coupe transversale (parallèle à l'axe de la branchie) dans la zone afférente, non loin du sinus branchial afférent, on voit que le repli, encore peu plissé à ce niveau, porte dans son épaisseur un certain nombre de cavités canaliformes, très nettement endiguées sur la plus grande partie de leur étendue; ce sont les canaux afférents du repli considéré (fig. N, *ca*). En face de chaque repli, en effet, part, du canal afférent, une branche, en général unique, qui se divise très vite pour donner des rameaux destinés aux divers plis secondaires, sans qu'il y ait d'ailleurs une corrélation absolument rigoureuse entre le nombre de ces rameaux et le nombre des plis secondaires.

Les parois des cavités afférentes et surtout naturellement celles du canal afférent principal, ont une épaisseur assez considérable et sont formées de fibres musculaires fort développées (fig. P).

A l'intérieur, ce sont des fibres transversales (m'), formant des faisceaux assez nettement distincts, tandis que, extérieurement, les fibres s'allongent suivant l'axe du canal (m), tout en présentant un trajet assez flexueux. Ces fibres longitudinales se disposent en faisceaux volumineux et bien séparés les uns des autres, de sorte que, vue sur une coupe transversale, la couche musculeuse se présente comme régulièrement cannelée à l'extérieur. La structure, assez complexe et fortement différenciée de cette zone musculeuse externe est suffisamment indiquée par la figure P 2.

Ces fibres musculaires, tant les transversales que les longitudinales, sont fortement différenciées, et présentent toutes des fibrilles tout à fait nettes.

Malgré cette remarquable différenciation de la paroi, nous ne pensons pas qu'il s'agisse ici de véritables vaisseaux analogues aux artères. Nous n'avons pu déceler la présence d'un endothélium; par contre, nous avons constaté l'existence constante, à la surface interne de cette paroi, d'un parenchyme irrégulier (x), se colorant faiblement, présentant des

noyaux épars et parcourus de trabécules anastomosées en réseau. Ce parenchyme remplit parfois presque entièrement la lumière, notamment dans les petits canaux. Nous croyons pouvoir, avec quelques réserves cependant, l'interpréter comme un stroma conjonctif, dans les mailles duquel circulerait le sang.

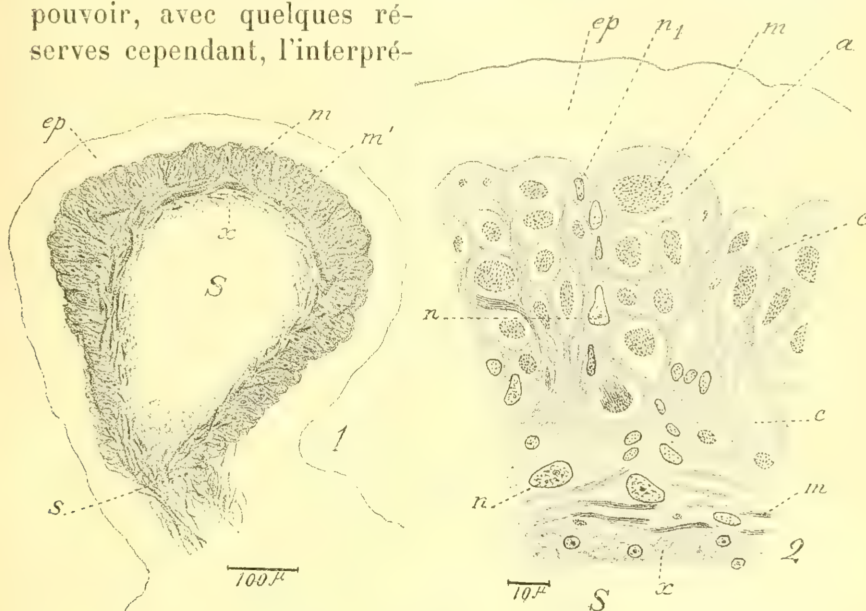


Fig. P. — *Scaphander lignarius.* — **1**, Coupe transversale du sinus afférent de la branchie (× 90). — **2**, Une portion très grossie de la même (× 540) : — *S*, sinus afférent principal, communiquant en *s* avec un sinus afférent primaire ; *ep*, épithélium externe (non dessiné) ; *m*, fibres musculaires longitudinales externes, entourées d'une auréole claire (*a*), et incluses dans un périmysium conjonctif, *c* ; *n*, n_1, noyaux conjonctifs ; *m'*, fibres musculaires transversales ; *x*, stroma conjonctif appliqué contre la tunique musculeuse à l'intérieur du vaisseau.

Il faut d'ailleurs ajouter que la paroi de ces canaux afférents n'est pas absolument continue et qu'elle présente par places des solutions de continuité, irrégulières et très étroites (*s*), partiellement obstruées par le stroma, par où le sang peut passer dans les lacunes avoisinantes. De plus, les canaux afférents secondaires n'ont pas un trajet très long. Leur lumière devient de moins en moins régulière, leur paroi musculeuse s'amincit peu à peu et finit par se perdre, et leur cavité se continue par les espaces lacunaires compris dans l'épaisseur de la lame branchiale.

Ces espaces lacunaires sont extrêmement minces, mais par contre ils se continuent dans toute l'étendue de la région moyenne de la branchie et sur une très grande largeur de celle-ci : à proprement parler, presque toute la surface de la branchie est occupée par cette lacune, où le sang s'étale sur une large nappe, extrêmement mince. C'est la véritable partie respiratoire.

L'épaisseur de la lacune (fig. Q *1*, *ss*), mesurée de bord interne à bord interne, n'y dépasse guère 8μ; elle est donc beaucoup plus réduite que dans Actéon, disposition qui facilite évidemment les échanges respiratoires.

La lacune en question est parcourue par des trabécules (*tm*) assez régulièrement espacées, allant d'une face à l'autre, et qu'on voit très facilement sur le vivant, sans aucune préparation, lorsqu'on examine par transparence une lame branchiale repliée sur elle-même. Ce sont des piliers cylindriques courts et assez gros, qui s'élargissent à chacune de leurs extrémités, en venant s'attacher à la lamelle externe. Chacun d'eux présente un noyau allongé, logé dans l'un des épaississements, et de forme légèrement conique, comme la portion de la trabécule où il est inclus. Lorsqu'on regarde la tête des trabécules de face, c'est-à-dire par la surface extérieure contre laquelle elle vient s'appliquer, on la voit sous la forme d'une tache irrégulière, colorée plus fortement que les parties environnantes et envoyant de tous côtés de fins prolongements irrégulièrement étoilés (fig. Q *2*, *tm*, *pr*).

C'est très sensiblement la disposition qu'a décrite et figurée F. Bernard chez la Cassidaire (**90**, p. 269 ; fig. 42 et 48) et chez d'autres Prosobranches. Toutefois, nous n'avons pas vu, autour des trabécules, de gaine conjonctive, comme en a figuré cet auteur chez les Prosobranches.

Quant à la nature de ces trabécules, on peut à coup sûr les considérer comme musculaires, mais ce sont des fibres musculaires extrêmement peu différenciées, et qui sont presque à l'état de myoblastes. Elles ne renferment, en effet, que des fibrilles à peine discernables, se colorant très peu par les réactifs ordinaires des éléments musculaires, et qui paraissent fort peu nombreuses.

Au-dessous de l'épithélium, court une membrane très mince, dans laquelle viennent se terminer et se noyer les trabécules musculaires, et dont la structure est assez ambiguë ; c'est une

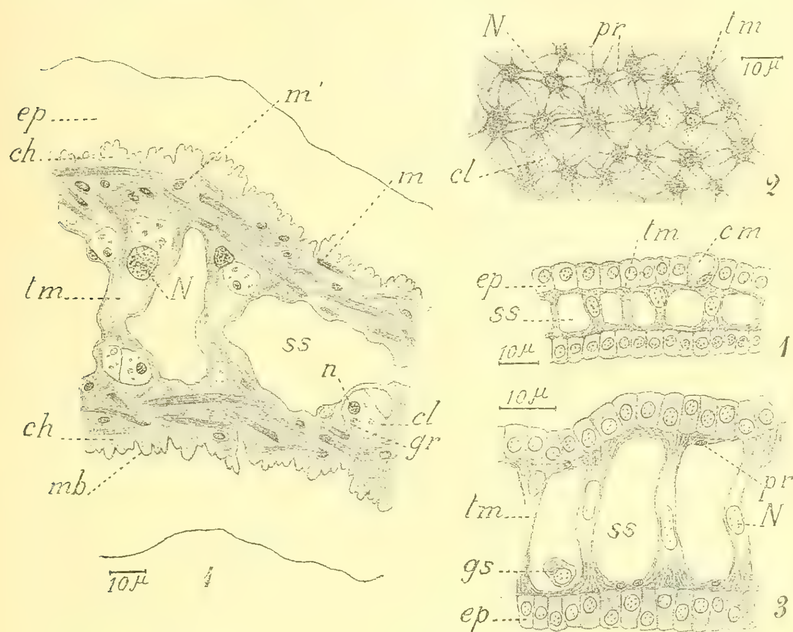


Fig. Q. — *Scaphander lignarius.* — Structure histologique de la branchie.

1. Coupe de la branchie dans sa portion respiratoire très amincie : — *ss*, lacunes sanguines ; *tm*, trabécules musculaires ; *ep*, épithélium ; *cm*, cellule mucipare (× 550).
2. Une portion de la surface respiratoire, vue par sa face externe, mise au point sur la zone sous-épithéliale : — *tm*, tête des trabécules musculaires vues de face ; *N*, leurs noyaux ; *pr*, prolongements protoplasmiques allant d'une trabécule à l'autre ; *cl*, cellule de Leydig (× 550).
3. Coupe de la branchie dans la région efférente. — Mêmes lettres que dans 1 ; en outre : *N*, noyau d'une trabécule ; *pr*, coupes des prolongements sous-épithéliaux des trabécules ; *gs*, globule sanguin (× 700).
4. Coupe du sinus efférent principal : *ep*, épithélium (non figuré) : — *mb*, membrane basilaire, présentant de nombreuses indentations ; *ch*, membrane interstitielle hyaline du tissu conjonctif sous-épithélial ; *m*,*m'*, fibres musculaires incluses dans le tissu conjonctif ; *tm*, trabécule musculaire volumineuse, montrant le petit nombre et le peu de différenciation des fibrilles ; *N*, son noyau. Cette trabécule a ses têtes subdivisées en rameaux, dans les intervalles desquels sont intercalées des cellules vésiculeuses ; *cl*, cellule vésiculeuse, ou de Leydig, avec son noyau (*n*) et ses granulations, *gr* ; *ss*, lacunes sanguines (× 500).

substance parcourue par des lignes striées et contenant aussi des plages un peu plus colorées que le reste ; les unes et les autres représentent les sections en sens divers des têtes des trabécules et de leur prolongements. Il paraît aussi y avoir des cellules étoilées du tissu conjonctif, formant un réseau presque

incolore, qui, sur les lamelles vues de face, se superpose aux figures étoilées que forment les têtes des trabécules.

Si, maintenant, nous continuons l'étude de notre repli branchial, et si nous atteignons la zone efférente, nous y voyons la lacune intrabrachiale se continuer, mais au fur et à mesure qu'on s'approche du sinus efférent général, en même temps que le plissement du repli diminue, la lacune s'élargit, et c'est là que l'écartement des deux lames atteint son maximum (fig. Q *4*). De bord interne à bord interne, sur le même individu que tout à l'heure, nous avons observé 50 μ de distance. C'est la *lacune efférente,* qui se continue directement par le *sinus efférent*. Ces voies efférentes, lacunes et sinus, ne présentent pas les mêmes dispositions que les voies afférentes ; nulle part on ne trouve l'aspect vasculiforme de celles-ci; nulle part on ne distingue de voies endiguées, mais seulement des trabécules très espacées, qui vont d'une paroi à l'autre, et qui, de même nature que les trabécules des lacunes étroites, ne sont guère plus différenciées et sont seulement notablement plus volumineuses. Ces trabécules sont quelquefois bifurquées ou ramifiées à leur extrémité (fig. Q *4*, *tm*), et souvent alors, entre les rameaux ainsi formés, viennent s'intercaler de grosses cellules vésiculeuses. Par contre, la couche sous-épithéliale s'épaissit considérablement : elle est constituée par un tissu conjonctif présentant une abondante substance interstitielle hyaline (*ch*) avec de petites cellules interposées, et se renforce de fibres musculaires (*m*,*m'*), très nombreuses et, celles-là, très fortement différenciées. Cette couche est directement surmontée par la membrane basilaire de l'épithélium (*mb*), qui présente de très nombreuses et très irrégulières indentations.

Quant aux cellules épithéliales, elles sont très simples à étudier, car elles ne font que répéter ce que nous avons trouvé sur l'épithélium banal. Ces cellules n'ont pas la même hauteur partout. Au niveau des canaux afférents et des sinus efférents, elles sont hautes, plus ou moins cylindriques, à protoplasme finement granuleux, à noyau clair submédian ; au contraire, sur les parties amincies de la branchie, purement respiratoires, les cellules sont beaucoup plus basses, subcubiques, et de très petites dimensions. Au milieu de ces dernières se voient par

places, et très inégalement réparties, des cellules caliciformes (Q 1, *cm*) sécrétant un mucus que l'hématoxyline colore en violet. A l'exception des cellules glandulaires, les cellules épithéliales portent un plateau très fin, très peu différencié, et, comme chez tous les autres Tectibranches, certaines de ces cellules, semblables à part cela aux autres, se couvrent de cils vibratiles assez faibles ; ces cellules ciliées sont, comme chez Actéon, réparties sans aucune règle.

Structure du rein (fig. R et S). — Le rein, dont nous avons étudié plus haut la forme et les rapports, présente le même type de structure que celui de l'Actéon, mais avec une com-

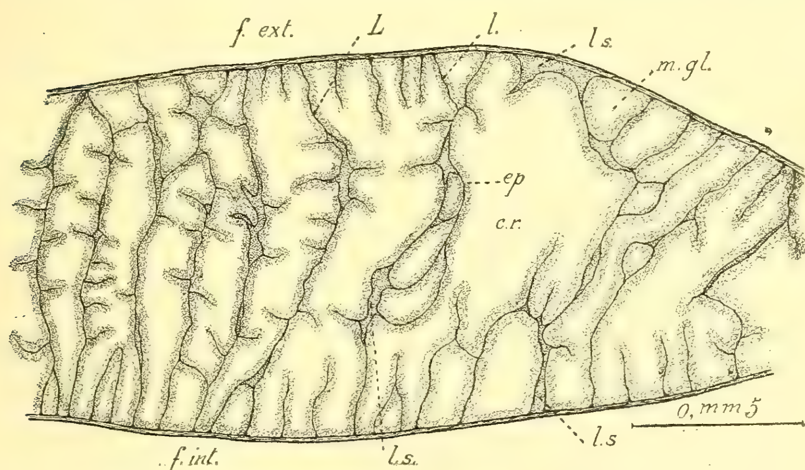


Fig. R. — *Scaphander lignarius* : — Coupe du rein : — *f. ext*, face externe ; *f. int*, face interne ; *c. r*, cavité rénale ; *L*, grandes lamelles traversant le rein d'une face à l'autre ; *l*, petites lamelles rattachées à l'une des parois ; *ls*, lacunes sanguines ; *ep*, épithélium rénal ; *m. gl*, mailles glandulaires (× 45).

plexité notablement plus grande. C'est toujours une poche large mais très aplatie, dont la paroi interne se relève de nombreuses lamelles (fig. R, *L*, *l*), qui s'attachent aussi bien à la paroi supérieure qu'à la paroi inférieure, et qui s'avancent vers le centre de sa cavité. Mais tandis que beaucoup d'entre elles ne présentent qu'une faible hauteur et se terminent par un bord libre, d'autres vont s'anastomoser par leur bord interne avec les lamelles voisines (*l*) ; d'autres, en bien plus grand nombre, sont plus développées, et beaucoup même

traversent de part en part la cavité rénale, allant de l'une à l'autre paroi de celle-ci (*L*). Ces grandes lames présentent, elles-mêmes, des replis latéraux formant des lamelles accessoires, qui peuvent rester indépendantes, ou bien s'anastomoser soit avec les lamelles voisines de la même lame, soit avec les lamelles de la lame la plus proche. L'ensemble forme ainsi un système de cavités plus ou moins compliquées, communiquant entre elles à la façon des mailles d'une éponge.

La cavité à peu près tout entière de la poche rénale se trouve remplie par ce tissu spongieux, et nous ne retrouvons plus la cavité libre et spacieuse du rein d'Actéon, que sa communication directe avec le pore rénal rendait comparable à un réservoir collecteur. On sait que chez les Prosobranches, dans la majorité desquels persiste un semblable réservoir, il peut disparaître dans certaines formes (Paludine, Cérithe, etc).

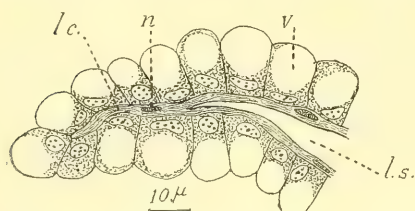


Fig. 8. — *Scaphander lignarius.* — Coupe d'une lamelle rénale, présentant un bord libre dans la cavité rénale : — *l. s*, lacune sanguine ; *lc*, lamelle conjonctive de soutien ; *n*, noyau conjonctif ; *v*, vacuole (× 540).

Au point de vue histologique, la structure (fig. 8) est tout à fait semblable à ce que nous a montré Actéon : les cellules sont cependant un peu plus fortement vésiculeuses, mais elles ne nous ont pas montré davantage de concrétions solides.

Le *pore rénal* a aussi la même structure que chez Actéon ; mais les muscles y sont plus nettement systématisés, et y dessinent un véritable sphincter différencié. C'est le développement de ce sphincter tout autour de l'orifice qui détermine la petite papille que montre l'examen macroscopique.

Bord du manteau. — Le bord du manteau, y compris le *repli marginal*, est revêtu d'un épithélium semblable au revêtement général du manteau, mais présentant des cils très courts et très serrés. Seulement on y voit apparaître, en outre, des cellules glandulaires profondes, logées dans le derme, et se continuant par un boyau excréteur, qui pénètre au sein de

l'épithélium superficiel, et s'y renfle en une vésicule plus ou moins volumineuse. Elles correspondent aux cellules à mucus pigmenté de gris que nous ont montrées à la même place les Actéons.

Bandelette marginale (pl. VII, fig. 1 et pl. VIII-IX, fig. 5). — La bandelette marginale (*bm*), sécrétrice de la coquille, peut être comparée à la formation correspondante des Actéons, mais avec d'assez grandes différences ; en premier lieu, elle est beaucoup moins nettement délimitée, tant du côté extérieur que du côté interne. La portion typique de cette bandelette présente la même structure que chez Actéon ; on y voit (fig. 5, *bm*) de hautes cellules, ayant en moyenne 35 μ de longueur et présentant un noyau médian, avec d'autres cellules beaucoup plus courtes, placées entre leurs bases amincies, et n'atteignant pas la surface externe ; elles sont homologues de celles que nous avons considérées chez Actéon comme des cellules de remplacement. Les cellules ont un plateau assez net par endroits ; elles sont vacuolaires, mais ne nous ont pas montré la file régulière de vacuoles superposées que nous avions vue chez Actéon. Leurs noyaux sont sensiblement à la même hauteur et ne présentent pas, sans doute en raison de l'absence des vacuoles, les encoches irrégulières signalées dans ce type.

Du côté intérieur, les cellules diminuent graduellement de hauteur et passent peu à peu aux cellules de l'épithélium sous-coquiller.

Tandis que la zone que nous venons de décrire forme, chez Actéon, presque toute la bandelette marginale, elle n'en forme qu'une faible partie, le tiers à peu près, chez Scaphandre. Le reste de la bandelette est constitué par un épithélium fortement différencié, qui d'ailleurs, au lieu de se prolonger dans la même direction, s'enfonce dans la profondeur (fig. 5, *a-b-c*) et constitue la paroi interne de la gouttière marginale, dont la paroi externe est formée par le repli marginal. Cette région externe de la bandelette se divise elle-même le plus souvent en trois zones :

1° Une zone de cellules claires, très élevées (*b*), ayant près de 60 μ de haut, à noyau submédian, mais situé cependant à des niveaux assez variables ; leur extrémité périphérique, munie

d'un mince plateau, est parfois légèrement arrondie et saillante, tandis que leur protoplasme, sans cesser d'être clair, est un peu plus granuleux, et partant un peu plus coloré que celui des cellules internes.

2° Une zone de cellules foncées (*c*) très fines, presque filiformes, à protoplasme fibrillaire au-dessus comme au-dessous du noyau; celui-ci est très allongé ou même sensiblement linéaire, à peu près régulièrement placé à mi-hauteur de la cellule. Un plateau assez net termine l'élément du côté externe. Ces cellules, également très hautes, diminuent peu à peu vers l'extérieur ; elles ont en moyenne 50 μ.

Les cellules de ces deux zones ne sont pas toujours séparées, comme nous l'avons décrit et comme cela se présente dans nombre de cas ; il peut notamment y avoir deux bandes de cellules foncées, séparées par des cellules claires ; il peut se faire aussi que quelques cellules filiformes soient isolées à l'état sporadique au milieu des cellules claires.

3° Enfin le bord extrême de la bandelette est occupé par des cellules vésiculeuses, à contenu hyalin, très peu sensibles aux réactifs colorants. Ces cellules claires forment une bande étroite, de quatre ou cinq cellules de front, qui diminuent rapidement de hauteur, pour arriver à la limite externe de la bandelette ; mais ces cellules se continuent au delà de celle-ci, pour tapisser uniformément le fond de la gouttière et la partie profonde de la face interne du repli marginal (*d*). Ces cellules claires sont donc au total extrêmement nombreuses, et la zone qu'elles couvrent, vue sur une coupe transversale, est fort étendue. Elles sont d'apparence manifestement glandulaire ; leur extrémité est dilatée et fait légèrement saillie en une petite masse arrondie au-dessus de la surface de l'épithélium ; la base est au contraire amincie et effilée. Elles se disposent de façon à former des crêtes parallèles au bord libre du manteau, et qui, en coupe, ont leurs cellules disposées en éventail. Le noyau, subbasilaire, est comprimé dans les cellules à bases amincies, arrondi au contraire dans les cellules restées spacieuses qui sont logées dans les gouttières entre les crêtes. On voit de place en place, interposées entre ces éléments, des

cellules très étroites et renfermant, dans leur zone externe, des granulations colorées en rouge (*d'*).

On reconnaît, dans ces diverses zones, les cellules fibrillaires et les cellules claires de la gouttière d'Actéon, mais elles sont ici beaucoup plus nombreuses, présentent une disposition assez différente et occupent un espace beaucoup plus étendu.

Épithélium sous-coquiller. — Il est formé de cellules dont les caractères sont beaucoup plus accentués que chez Actéon. Au niveau de l'insertion des fibres musculaires chargées de rétracter le bord du manteau, règne une zone (pl. VII, fig. 1, jusqu'en *e.s*), faisant suite à la bandelette marginale et correspondant à l'impression palléale de la coquille ; cette zone est recouverte de petites cellules cubiques, dont le protoplasme est légèrement vacuolaire ; elles passent peu à peu aux cellules internes de la bandelette. Si on s'éloigne du bord palléal, les cellules épithéliales s'accroissent de nouveau, formant un épithélium cylindrique très caractérisé. Cet épithélium est très régulier, mais par places, et notamment au-dessus de la branchie, il se soulève, pour former de petites papilles très peu élevées, au centre desquelles le derme se prolonge, lui aussi, sous la forme d'une mince lamelle musculo-conjonctive.

Éléments glandulaires du manteau : glandes de Blochmann. — Il n'existe pas, chez les Scaphandres, de glande à mucus, ni de région glandulaire différenciée, bien délimitée. Les cellules glandulaires y sont toujours éparses et isolées au milieu de l'épithélium général, et, en dehors des cellules mucipares superficielles et profondes dont il a été question plus haut, cellules mucipares qui sont relativement clairsemées, les seuls éléments glandulaires sont des éléments analogues à ceux que Blochmann, puis Mazzarelli, ont décrits chez les Aplysies, et qui sécrètent le liquide, violet ou opalin suivant les espèces (1), que ces Mollusques émettent pour se défendre quand on les inquiète. Nous réserverons à ces glandes le nom de *glandes de Blochmann*.

(1) Au sujet des liquides sécrétés par les glandes de Blochmann comme par la glande de Bohadsch chez les diverses espèces d'Aplysies, et aussi au sujet des caractères de ces liquides, voir Mazzarelli (**89**).

Ce sont de véritables organes glandulaires, présentant un très haut degré de différenciation, qui dépasse de beaucoup ce que l'on voit dans les autres organes glandulaires des Mollusques. Nous en avons fait une étude très approfondie, qui, malgré la description soigneuse donnée par les auteurs cités ci-dessus (1), présentait quelque intérêt, ne serait-ce que pour étudier comparativement ces organes, qui n'avaient été vus que chez les Aplysies et que nous avons retrouvés non seulement dans les Scaphandres, mais dans bon nombre d'autres Bulléens.

Cette étude comparative nous a permis, en outre, de préciser ou de rectifier un certain nombre de points sur lesquels les observations de Blochmann et de Mazzarelli, observations purement monographiques, avaient conduit à des conclusions qui ne nous ont pas paru justifiées. Nous avons dû, en conséquence, étudier aussi les glandes de Blochmann des Aplysies; mais, n'ayant pas à ouvrir de chapitre spécial sur un sujet déjà amplement traité par des anatomistes autorisés, nous nous contenterons d'indiquer, à propos de l'étude des glandes de Blochmann des Scaphandres, les points complémentaires que nous avons pu observer au sujet des Aplysies.

Les glandes de Blochmann sont assez volumineuses pour être visibles à l'œil nu. Chacune d'elles comprend toujours les parties suivantes :

1° Une *formation glandulaire*, qui, chez Scaphandre, peut se présenter sous deux formes différentes : dans le cas le plus fréquent, il n'existe *qu'une cellule glandulaire* volumineuse, formant à elle seule l'élément fonctionnel de la glande ; dans un certain nombre de glandes, au contraire, il existe *plusieurs cellules* étroitement juxtaposées et fonctionnant apparemment d'une façon simultanée.

2° Un *calice musculaire*, entourant la cellule glandulaire et servant manifestement à expulser violemment, à la suite d'une excitation extérieure, le liquide produit par la glande.

3° Un *col* ou *canal excréteur*, débouchant à la surface du manteau dans la cavité palléale et présentant un revêtement continu de cellules épithéliales.

(1) Blochmann (**83**) ; Mazzarelli (**93**).

Glandes de Blochmann unicellulaires (pl. VII, fig. 2). — Étudions d'abord les glandes à cellule sécrétante unique, qui sont les plus nombreuses chez Scaphandre et qui persisteront seules dans les autres types de Bulléens que nous étudierons ensuite.

1° La *cellule glandulaire unique* est volumineuse, en général sphérique et atteignant parfois jusqu'à 130 μ de diamètre. Le protoplasme en est clair, finement réticulé, le plus souvent localisé sur la paroi de la cellule ou même dans le fond de celle-ci, tandis que la partie centrale est occupée par une volumineuse vacuole (*v*), où se rassemble la substance sécrétée. Celle-ci a fréquemment disparu, ce qui s'explique sans peine par l'excrétion particulièrement active effectuée au moment de la capture de l'individu et des manipulations nécessitées par sa fixation. Mais, dans beaucoup de cas, le protoplasme passe peu à peu à une substance presque homogène ou parfois finement granulée, quelquefois encore agglutinée en un certain nombre de petites masses, simulant, après fixation, des grains plus ou moins volumineux. Dans tous les cas, cette substance, qui est le produit de sécrétion, se colore toujours fortement en rouge par l'éosine, et on la retrouve dans le canal excréteur de la glande.

Dans le protoplasme pariétal, et toujours vers le fond de la cellule, mais à quelque distance de celui-ci, est le noyau (*N*), qui est très volumineux ; ses dimensions sont d'ailleurs variables suivant la grosseur de la cellule : elles oscillent entre 20 et 40 μ. Dans les cellules jeunes (pl. VII, fig. 6-8), ce noyau est régulièrement arrondi, avec un réticulum de linine très fin, mais très net, et assez régulier ; sa finesse est quelquefois telle qu'on ne voit guère que les nœuds du réseau, sous la forme de petits grains épars et assez rapprochés, mais une observation minutieuse finit toujours par révéler les filaments du réticulum. Ce noyau prend, dans nos coupes, une coloration d'un beau bleu de ciel ; au centre du noyau est presque toujours un nucléole (*N'*), coloré en bleu violet, quelquefois très volumineux ; il peut même, dans certains cas, en exister plusieurs.

Dans les cellules plus âgées, et en plein fonctionnement, le noyau est vésiculeux ; son volume atteint ses dimensions

maxima ; la forme même peut se modifier, le noyau s'allongeant en boudin, ou se recourbant en bissac, de façon à donner quelquefois sur les coupes l'illusion qu'il existe deux noyaux, ou enfin se bossuant plus ou moins irrégulièrement. Le contenu devient très clair, le réseau de linine bien moins net, mais il existe à son intérieur des caryosomes assez volumineux, bien distincts, et se colorant fortement ; le plus souvent le nucléole persiste, avec des dimensions considérables, atteignant jusqu'à 13 μ.

On conçoit qu'ainsi modifié, le noyau présente une grande délicatesse, et par conséquent une grande fragilité ; aussi n'est-il pas étonnant qu'il puisse s'altérer facilement, et il apparaît parfois, en effet, comme plus ou moins diffluent. C'est ce que Mazzarelli avait considéré, chez les Aplysies, comme un processus normal d'altération, sous l'influence de l'activité cellulaire. Nous verrons plus loin, en discutant les conclusions de cet auteur, que tel n'est pas notre avis : toutes les fois que la fixation était suffisante, nous avons constaté, chez les Scaphandres, l'existence d'un noyau parfaitement intact et ne présentant aucun signe d'altération ni de diffluence. C'est un organe manifestement permanent, et qui ne subit pas d'autre modification que celle que nous avons signalée ; elle distingue un noyau adulte d'un noyau jeune, ou plus exactement un noyau en pleine activité sécrétoire d'un noyau à l'état de repos.

2° Le *calice musculaire* est développé seulement autour de la cellule glandulaire, et cesse brusquement au niveau du col. Son épaisseur est très variable, mais toujours appréciable, dans les cellules bien développées. Elle ne dépasse quelquefois pas 4 μ ; mais elle peut, par contre, s'élever à 22 μ.

Dans ce dernier cas, la disposition des fibres musculaires est assez caractéristique et assez constante pour mériter une description. On peut, en effet, distinguer dans le calice deux tuniques superposées, l'une externe (m) et l'autre interne (m'), caractérisées par la direction des fibres et plus ou moins nettement distinctes l'une de l'autre. Sur une coupe passant par l'axe de la glande, les fibres extérieures sont coupées suivant leur longueur, les fibres internes transversalement. Les premières sont donc sensiblement méridiennes, les secondes

transversales ; toutefois cette orientation n'est pas absolument rigoureuse, et une coupe tangentielle du calice musculaire (pl. VIII-IX, fig. 1) montre un certain entre-croisement des fibres dans les deux tuniques.

La tunique interne, à fibres transversales, est particulièrement différenciée. Elle est rehaussée, du côté de la cavité de la glande, de côtes saillantes, séparées par des sillons profonds, qui rendent la surface interne du calice comme cannelée. Ces cannelures comprennent, à l'intérieur, une première rangée assez régulière de fibres musculaires assez petites et assez rapprochées les unes des autres, chacune d'elles comprenant un paquet de fibrilles centrales, étroitement serrées, et une zone périphérique hyaline. Entre ces fines fibres musculaires, s'interposent des lamelles de substance conjonctive fibrillaire, qui, en raison de leur disposition, donnent sur les coupes axiales, à cette zone interne du calice, une apparence radiée. [Nos planches montrent bien les différentes particularités que nous venons de décrire, mais le graveur n'a pu arriver à représenter les fibrilles d'une extrême ténuité que nos dessins originaux, plus grossis, faisaient voir dans la gangue conjonctive de la zone interne du calice].

Extérieurement, à cette couche interne de fibres musculaires, succède une autre couche, bien moins régulière, formée de fibres plus grosses, et à direction moins constante, mais cependant encore généralement transversales et appartenant par conséquent elle aussi à la tunique interne. C'est seulement ensuite que commence la tunique superficielle, formée de fibres méridiennes en général volumineuses, et séparée de la précédente par une zone plus ou moins nette, où n'existe que la substance conjonctive interstitielle.

Les noyaux des fibres musculaires sont peu nombreux ; par contre, ils sont bien formés, ovoïdes, assez gros, avec un beau réseau de linine et un volumineux nucléole ; ils sont quelquefois irréguliers, comprimés par les fibrilles qui les entourent, et s'étirent alors en forme de boudin ou d'haltère.

Au milieu de ces fibres musculaires se voient quelques cellules et filaments conjonctifs, difficiles à mettre en évidence, mais dont les noyaux (*nc*) sont bien caractérisés ; ces éléments sont

particulièrement faciles à voir à la périphérie du calice.

3° Le *col* (fig. 2, *c*) est large, irrégulier, en général dirigé à peu près normalement à la surface, mais plus ou moins tordu en boyau. Il est tapissé uniformément par un revêtement de cellules épithéliales, disposées en une assise continue. Ces cellules sont volumineuses, et, bien que le col dans son ensemble soit très large, elles le remplissent au point de ne plus laisser en son centre qu'un canal assez étroit. Le contenu de ces cellules est clair, à peu près homogène, et ne se colore pas aux réactifs ; les noyaux en sont petits, d'un beau bleu, souvent appliqués contre la membrane de la cellule, mais toujours à structure tout à fait nette, et nucléolés. Elles ne présentent ni plateau différencié, ni cils vibratiles.

Les cellules du col vont jusqu'à la limite extérieure de l'épithélium superficiel, dont la membrane basilaire se soulève sur tout le pourtour de l'orifice du canal. Elles descendent, d'autre part, jusqu'à la cellule glandulaire, et font même souvent plus ou moins profondément hernie dans le calice, mais toujours il existe une démarcation bien nette dans le fond du col, entre les cellules qui le revêtent et la volumineuse cellule glandulaire.

Le canal lui-même a une lumière assez irrégulière, souvent renflée au milieu, tandis qu'elle se rétrécit aux deux extrémités. Il est fréquemment obstrué par le liquide de sécrétion, et il vient s'ouvrir au dehors par un orifice (*o*) bien distinct et permanent.

Comme nous l'avons dit, le calice musculaire ne se continue pas sur le pourtour du col : il s'arrête brusquement au niveau de la naissance de celui-ci.

Glandes de Blochmann pluricellulaires (pl. VII, fig. 3). — Ce second type de glandes de Blochmann est moins abondant que le précédent, et nous ne l'avons retrouvé dans aucune autre des formes que nous avons étudiées ; par contre, il est représenté dans tous les spécimens de Scaphandre que nous avons examinés à ce point de vue. Il est donc bien caractéristique de cette espèce.

Ces glandes diffèrent surtout des précédentes en ce que la crypte glandulaire, au lieu de présenter un seul gros noyau, en présente un grand nombre, petits, et épars en tous les points

de la crypte (*n*). Ces noyaux sont placés sur le trajet de travées protoplasmiques irrégulières (*p*), séparées par des espaces clairs, mais sans qu'on puisse voir de limites précises intercellulaires.

Les noyaux ressemblent beaucoup à ceux des cellules du col ; nous discuterons plus loin la question des rapports entre les deux espèces de cellules, en même temps que la question des relations possibles entre les glandes unicellulaires et les glandes pluricellulaires. Toujours est-il que les cellules nombreuses qui occupent la crypte de ces dernières sont, elles aussi, manifestement glandulaires, et on voit quelquefois, dans l'intérieur de la crypte, des granulations éosinophiles qui rappellent tout à fait celles qui se voient dans les glandes unicellulaires.

Comparaison des glandes de Blochmann des Scaphandres et des Aplysies. — Il ne peut s'agir ici que des glandes unicellulaires, qui existent seules chez les Aplysies. Ces organes ont ici et là la même structure générale et ne diffèrent que par des caractères de détail.

La cellule sécrétante présente, dans les deux formes, des dimensions analogues ; mais, tandis que, dans les Scaphandres, le protoplasme pariétal se continue sans démarcation nette avec la région centrale où s'élabore et se rassemble la sécrétion, il existe, au contraire, chez les Aplysies, une séparation des plus nettes (pl. V-VI, fig. 11) ; la zone périphérique de la cellule est occupée par un protoplasme compact (*pr*), très granuleux, se colorant fortement, étroitement appliqué contre le calice musculaire et renfermant le noyau (*N*), tandis qu'au centre de la cellule est une véritable vacuole différenciée (*v*), où se rassemble la sécrétion. Le protoplasme paraît presque nettement coupé au contact de la vacuole ; en fait, il s'y continue par un fin réticulum, dont les mailles sont remplies par la sécrétion. La vacuole d'excrétion est en général vide sur les coupes, pour la raison indiquée au sujet du Scaphandre ; mais on la voit, dans bien des cas, sous la forme d'un mucus homogène ou finement granuleux ; parfois aussi les granulations se rassemblent en gouttelettes sphériques, qui nagent dans le liquide incolore, remplissant la vacuole centrale.

Le protoplasme lui-même renferme des inclusions que nous considérons comme correspondant à un premier terme de la sécrétion ; ce sont des grains assez volumineux (*gr*), vivement colorés en rose par l'éosine et entourés chacun d'une auréole hyaline ; leur contour est tellement net que, à cause de leur coloration, on pourrait les prendre pour des sections de fibres musculaires. Ces inclusions sont éparses et toujours assez abondantes dans le protoplasme pariétal, quelquefois même serrées au point de devenir polygonales. On n'en trouve pas, au contraire, dans la vacuole centrale. Il semble évident que ces grains, une fois produits par le protoplasme, sont, dans une seconde phase de l'acte sécrétoire, dissous et élaborés de nouveau par le protoplasme, et le mucus sécrété est le résultat de cette élaboration ultime. Cela vient à l'appui des conclusions que nous avons émises au sujet de l'élaboration du mucus chez Actéon, élaboration que nous avons considérée comme se faisant en deux phases, exactement comme ici.

Dans les cellules jeunes, le protoplasme remplit intérieurement le calice musculaire ; il est alors uniformément granuleux et ne renferme pas encore de grains d'excrétion ; ces derniers apparaissent tout d'abord, avant que ne se forme la vacuole centrale ; quand celle-ci s'est constituée et que le protoplasme s'est disposé en une épaisse couche pariétale, il paraît présenter une structure radiée assez particulière : il est, en effet, comme parcouru par des stries rayonnant autour de la cavité centrale ; cette apparence est due à une orientation spéciale des granulations protoplasmiques, en rapport avec l'élaboration de la substance sécrétée et son acheminement continuel vers la cavité centrale. Dans certains cas même, on observe une lobulation du protoplasme qui, sous les mêmes influences, se projette en longues languettes étroites convergeant vers l'axe de la vacuole (pl. III-IV, fig. 17).

Dans les cellules plus âgées, ou plutôt arrivées à un stade plus avancé de l'acte sécrétoire, le protoplasme se raréfie, en même temps que la cellule accroît notablement ses dimensions et s'enfonce plus profondément dans l'épaisseur du manteau ; et, au dernier terme de son évolution, le protoplasme est réduit à une couche si mince qu'il est difficile de la déceler ; mais,

même dans ces cellules qui paraissent presque vides, le noyau persiste toujours; il ne disparaît nullement, contrairement aux descriptions de Mazzarelli, et, de cette persistance du noyau, on peut conclure aussi à la persistance du protoplasme.

Le noyau subit des modifications analogues à celles que nous avons décrites à propos de Scaphandre; dans les cellules en plein fonctionnement, il est plus vésiculeux encore que dans Scaphandre, plus fortement gonflé et par conséquent aussi plus délicat. Mais nous ne voyons, dans cette modification du noyau, qu'un processus normal et non point un signe de dégénérescence, annonçant la mort prochaine de la cellule; il conserve sa structure réticulaire et son nucléole qui devient extrêmement volumineux et s'étire parfois en un long ruban replié sur lui-même (pl. V-VI, fig. 11, *N*).

Le col des cellules de Blochmann des Aplysies est formé de cellules relativement petites, toutes de même taille, variables d'ailleurs, mais assez basses, et souvent presque pavimenteuses. Elles ne paraissent avoir aucun rôle sécréteur; elles sont dépourvues de cils, mais la plupart possèdent une cuticule. Le col a des dimensions assez variables, mais il est en général assez court, et se réduit même parfois à un ou deux étages de cellules; il est, en somme, très différent, dans son ensemble, de ce que nous avons vu chez Scaphandre. Comme dans ce dernier, il se prolonge jusqu'à la limite extérieure de l'épithélium superficiel avec lequel il se continue, déterminant parfois une petite papille saillante (pl. III-IV, fig. 14). Du côté de la cellule glandulaire, les cellules du col deviennent un peu plus volumineuses, plus claires, et sont alors peut-être sécrétantes; mais elle n'ont jamais le développement qu'elles présentent toutes chez le Scaphandre. Les cellules du col font quelquefois aussi, comme chez Scaphandre, hernie dans le calice musculaire, remplissant une petite partie de la région supérieure de sa cavité. Mais jamais nous n'avons vu celle-ci envahie entièrement, comme chez Scaphandre, de petites cellules.

Le calice musculaire, par comparaison avec ce que nous a montré le Scaphandre, est relativement mince (pl. V-VI, fig. 11, *cm*), comme d'ailleurs dans le plus grand nombre des formes où nous le retrouverons plus tard. La figure 4 de la

planche V que donne Mazzarelli et les figures 7 et 8 de Blochmann le représentent assez exactement, bien que ces auteurs paraissent, à notre avis, avoir quelque peu exagéré son épaisseur. Les fibres musculaires qui le constituent, et qui ont été bien représentées dans la fig. 12 de Blochman, se colorent peu aux réactifs et ont un aspect très finement fibrillaire; leur noyau est très volumineux, et à ces fibres sont associées des cellules conjonctives se prolongeant en filaments ramifiés.

Les glandes de Blochmann servent incontestablement, chez les Scaphandres comme chez les Aplysies, à la défense de l'animal. Les observations de Vayssière (**85**, p. 27), répétées par Guiart (**01** p. 48), ont montré, en effet, que les Scaphandres émettent, quand on les inquiète, une « substance floconneuse, d'un blanc jaune de soufre, de consistance visqueuse, qui se dissout dans l'eau en lui donnant l'aspect d'une eau de savon ». Cette substance est produite par les glandes de Blochmann et s'échappe au dehors, d'après Guiart, aussi bien en avant qu'en arrière, par les deux extrémités de la gouttière comprise entre la parapodie droite et la fente palléale (Guiart, *loc. cit.*, fig. 9, p. 49). Ce rôle de défense est identique à celui qu'elles présentent dans les Aplysies, concurremment avec la glande de Bohadsch, et que Mazzarelli a étudié avec beaucoup de soin. La glande de Bohadsch n'existe pas dans les Scaphandres; mais ceux-ci ont, par contre, une autre glande palléale que nous étudierons tout à l'heure sous le nom de *glande intrapalléale*.

La cellule glandulaire qui est la partie essentielle d'une glande de Blochmann appartient manifestement au type des *cellules mérocrines*, qui est vraisemblablement très général parmi les Mollusques et que les recherches de plus en plus précises tendent à faire considérer comme réalisé partout (Prenant, **04**, p. 490).

Nous avons indiqué plus haut qu'à notre avis, et cela est confirmé par les observations nombreuses que nous avons faites de ces glandes dans toute une série de formes, l'activité fonctionnelle des glandes de Blochmann persiste pendant très longtemps, et qu'on peut même les considérer comme des organes

permanents. Cette conclusion est en désaccord avec l'opinion de MAZZARELLI, qui, considérant en particulier le noyau, décrit les modifications que nous avons constatées nous-mêmes chez les Aplysies, comme des signes de dégénérescence de cet organite cellulaire ; celui-ci, suivant MAZZARELLI, finirait par disparaître, ce qui serait le prélude immédiat de la mort de la cellule elle-même. Le calice musculaire ne renfermerait plus alors qu'une cavité vide de tout élément vivant, qui serait elle-même comblée, en dernière analyse, par un « plus grand développement » des éléments musculo-conjonctifs du calice.

Nous ne pensons pas qu'il faille, même dans l'idée de MAZZARELLI, prendre à la lettre ce mot de « plus grand développement » ; même en admettant que des éléments aussi hautement différenciés que des éléments musculaires puissent proliférer directement, on ne comprendrait guère que cette prolifération se produisît juste au moment où ces éléments musculaires n'ont plus aucun rôle à remplir. Il est vraisemblable que MAZZARELLI a voulu entendre que les éléments musculaires, étroitement accolés pour former le calice, se dissocient et se séparent, en envahissant l'espace laissé libre par la destruction de la cellule glandulaire.

Même ainsi interprétée, la conclusion de MAZZARELLI ne nous paraît pas conforme à la réalité. Nous n'avons jamais, dans les nombreux spécimens appartenant à diverses espèces où nous avons étudié les cellules de Blochmann, constaté le processus de régression décrit par le savant italien. Nulle part nous n'avons vu de groupement musculaire en voie de dissociation ; nulle part, non plus, nous n'en avons vu en voie d'histolyse, et, cependant, puisque, d'après MAZZARELLI même, le calice musculaire se reforme à l'aide d'éléments neufs autour de chaque cellule normale, les éléments musculaires des cellules mortes doivent, — à moins d'encombrer de plus en plus le tissu conjonctif d'éléments inutiles, ce qui en fait ne se produit pas, — se résorber et disparaître. De cette résorption, nulle trace.

Il y a plus ; nous n'avons jamais vu de cellule glandulaire en voie certaine de disparition. A la vérité, il peut se rencontrer des cryptes glandulaires plus ou moins vides, et même

dans certains spécimens, qui n'appartiennent d'ailleurs ni au genre *Scaphander*, ni au genre *Aplysia*, et sur lesquels, par conséquent nous aurons à revenir, nous avons trouvé que toutes les cellules s'étaient vidées de la sorte ; mais cette généralité même indique que c'est là un fait anormal, pathologique : les cellules se sont vidées sous l'action d'une excitation trop forte, déterminée par des procédés de fixation énergiques, et il est invraisemblable de supposer que toutes les cellules de Blochmann arrivent simultanément au dernier terme de leur évolution sécrétoire. D'ailleurs, nous le répétons, le cas ne s'est présenté dans aucun des spécimens de Scaphandre et d'Aplysie que nous avons étudiés. Les cryptes glandulaires qui pourraient paraître les plus âgées, au sens employé par Mazzarelli, et qui paraissent presque vides de leur contenu, conservent dans la règle leur noyau, et aussi une mince couche pariétale de protoplasme, qui pourra continuer à fonctionner de nouveau. Si, chez *Aplysia*, le noyau est, dans ces cellules, devenu vésiculeux, s'est fortement gonflé et n'a plus qu'un réseau assez indistinct, s'il a acquis une délicatesse qui le rend très fragile et le fait diffluer au moindre accident de fixation, ce qui a conduit Mazzarelli à le considérer comme un noyau malade, sur le point de mourir, par contre, chez *Scaphander*, il conserve, même dans ces cellules presque vides, tous ses caractères structuraux; ses karyosomes et son réseau de linine, son nucléole restent bien caractérisés, et il ne présente, en définitive, aucun symptôme de déchéance.

D'autre part, la très grande complication que présentent les glandes de Blochmann n'est-elle pas un argument indirect en faveur de leur permanence ? Comment concevoir que de semblables organes, avec leur col et leur calice musculaire, puissent se constituer à l'état de formations essentiellement transitoires?

Enfin, si les cellules de Blochmann sont des cellules holocrines, appelées à disparaître après chaque acte de sécrétion, on doit constamment voir s'en former de nouvelles, destinées à remplacer les anciennes. Mazzarelli n'insiste pas sur ce fait, mais à la lecture de son mémoire, on pourrait croire que les stades jeunes sont fréquents dans les zones glandulaires

où se trouvent les cellules de Blochmann ; c'est le contraire qui est vrai : il faut chercher longtemps pour trouver de semblables stades, et BLOCHMANN, qui a décrit le développement de ces organes, a bien soin de dire qu'il a observé les stades qu'il reproduit sur de jeunes individus.

Cette rareté de formation de nouvelles glandes de Blochmann indique bien qu'il s'agit là d'organes permanents, ou du moins d'organes ayant une longue existence.

Développement des glandes de Blochmann. — Néanmoins, on peut trouver çà et là, par de patientes recherches, des glandes de Blochmann en voie de formation ; nous avons pu, même chez des spécimens adultes de Scaphandre ou d'Aplysie, obtenir, quoique rarement, des stades divers d'évolution, qui nous ont permis de nous rendre compte du développement de ces organes. Ce développement est sensiblement identique dans les deux genres (pl. III-IV, fig. 15-17 pour Aplysie ; — pl. VII, fig. 6-8 pour Scaphandre), et nos observations permettent de préciser et de modifier sur certains points les données très vagues de MAZZARELLI, et celles notablement plus détaillées fournies par BLOCHMANN (*loc. cit.*, fig. 13-16).

L'origine de la glande est une cellule de l'épithélium superficiel, qui grossit considérablement, et dont le noyau, prenant lui-même des dimensions très grandes, acquiert peu à peu les caractères qu'il présente dans les cellules de Blochmann (pl. III-IV, fig. 15, et pl. VII, fig. 6). Ce n'est qu'après s'être différenciée ainsi, que la cellule s'enfonce dans la profondeur ; elle passe d'abord immédiatement au-dessous de l'épithélium, mais y passe entièrement, sans se rattacher à la surface de celui-ci par un col aminci, contrairement aux figures de BLOCHMANN.

La cellule continue à s'enfoncer, entraînant avec elle un certain nombre de cellules épithéliales, qui forment un cordon plein entre elle et l'épithélium sus-jacent (pl. III-IV, fig. 16, et pl. VII, fig. 7). C'est de cette traînée de cellules épithéliales que résultera plus tard le canal ; mais la traînée est d'abord pleine, et ce n'est qu'ensuite que le liquide sécrété par la cellule glandulaire, écartant les cellules épithéliales (pl. VII,

fig. 8), déterminera la formation de la lumière, qui restera désormais ouverte à l'état permanent.

Le calice musculaire se forme aussi d'emblée. Il est constitué primitivement par un petit nombre d'éléments conjonctifs et musculaires empruntés à la couche sous-épithéliale et entraînés vers l'intérieur en même temps que la grosse cellule (pl. III-IV, fig. 16, et pl. VII, fig. 7). Les premiers noyaux visibles autour de la cellule jeune sont de très petites dimensions, comme ceux qui sont épars dans le derme lui-même. A ce moment, le calice est à peine indiqué, réduit qu'il est à un petit nombre d'éléments, tout à fait ténus ; mais il n'en existe pas moins dès l'origine de la glande, qui apparaît ainsi tout de suite avec tout l'ensemble de ses caractères ; il ne fera ensuite que se développer par l'addition de nouveaux éléments musculaires, qui s'édifient de toutes pièces autour de la cellule glandulaire.

Cellule et calice continuent de se développer longtemps, en parcourant les étapes que nous avons indiquées plus haut. On trouve, chez *Scaphander*, des glandes qui ont jusqu'à 1/2 millimètre de longueur. Ces grandes cellules ont en général un calice beaucoup plus mince, comme s'il était distendu par la dilatation subie par la cellule.

Celle-ci, de son côté, n'a plus qu'une mince couche de protoplasme, dans laquelle se trouve inclus le noyau, étroitement appliqué contre la paroi et souvent aplati à son contact. Ces cellules restent-elles à cet état de distension, ou peuvent-elles se rétracter à nouveau, en diminuant leur taille et en épaississant leur calice ? C'est là une question qu'il ne nous a pas été possible d'élucider.

Relations possibles entre les glandes unicellulaires et pluricellulaires. — Il y a lieu, d'un autre côté, de se demander si les glandes de Blochmann, au moins chez les Scaphandres, ne peuvent pas présenter un autre mode d'évolution et aboutir à un type de formation différent. Les deux formes, unicellulaire et pluricellulaire, de glandes de Blochmann, présentent, en effet, de telles analogies que l'idée s'offre d'elle-même à l'esprit qu'elles peuvent n'être qu'une variation d'un même type fondamental.

Nous ne pouvons donner à cette question une réponse absolument certaine. Mais de nombreuses remarques concourent à nous faire penser que les glandes pluricellulaires peuvent bien n'être qu'une modification ultérieure subie par les glandes unicellulaires.

Remarquons d'abord que ces glandes sont toujours entremêlées les unes aux autres, et juxtaposées côte à côte ; en outre, tout montre que les premières sont plus évoluées que les secondes : elles sont en général plus profondément placées, refoulées qu'elles sont par des cellules plus jeunes ; leur canal excréteur est plus long et plus développé ; leur calice musculaire notablement plus épais que celui des glandes unicellulaires. Enfin, on ne trouve nulle part de forme qui puisse être considérée comme en état jeune conduisant directement au type pluricellulaire. Il est par suite assez vraisemblable de supposer qu'après épuisement de la grosse cellule glandulaire d'une glande de Blochmann, les cellules du canal puissent proliférer de manière à remplir le calice et assumer désormais tout le travail de sécrétion. Il est à noter, en effet, qu'au moins chez Scaphandre, les cellules vésiculeuses, claires et gonflées du canal ont tout à fait l'aspect ordinaire des cellules glandulaires ; elles doivent, en tout état de cause, participer à la sécrétion de la glande de Blochmann, et n'ont qu'à se transformer bien peu pour prendre une activité sécrétoire plus intense. Ainsi s'expliquerait la ressemblance que nous avons constatée entre les cellules du canal et les cellules calicinales des glandes pluricellulaires. Les cas que nous avons signalés, où les cellules du canal font hernie dans la cavité calicinale, peuvent être considérés comme des stades de transition ; il peut même arriver (pl. VII, fig. 5) que le calice contienne côte à côte un gros noyau et plusieurs petits noyaux, sans trace visible de séparation cellulaire, ce qui est une nouvelle forme de transition montrant un stade de régression de la cellule primitive. Mais il est vrai d'ajouter que cette forme de passage est extrêmement rare.

On peut se demander si ce dimorphisme des glandes de Blochmann ne serait pas en relation avec une différence dans leur sécrétion. Il est intéressant de rappeler à ce propos que

d'après les observations de MAZZARELLI (89), les Aplysies peuvent, soit par les glandes de Blochmann, soit par la glande de Bohadsch, physiologiquement très analogue, émettre simultanément ou successivement, mais par des éléments glandulaires différents, un liquide violet et un liquide blanc âcre.

Répartition des glandes de Blochmann. — Il est facile d'étudier la répartition des glandes de Blochmann chez le Scaphandre, ces glandes étant déjà visibles à la loupe, sous la forme de petites vésicules, remplies d'un liquide brun très réfringent. Au microscope, sous un faible grossissement (Leitz, obj. 3), et après éclaircissement par des réactifs appropriés, on les voit de la façon la plus nette, et on peut, par transparence, apercevoir leur col, qui est, suivant la position de la cellule glandulaire, de longueur très inégale. La répartition en hauteur se voit mieux d'ailleurs sur les coupes de la région glandulaire (pl. VII, fig. 1).

Les glandes de Blochmann sont disposées en majeure partie suivant une bande continue, parallèle au bord libre (pl. II, fig. 3, *B*); la largeur totale de cette bande est d'environ 4 mm. (sur un individu de 35 millimètres de long). Elle n'arrive pas tout à fait jusqu'au bord libre du manteau, et en est séparée par une zone, de un demi-millimètre de longueur à peu près, vide de ces glandes.

Le bord interne de la bande glandulaire correspond sensiblement au bord libre de la branchie, si bien qu'aucune de ces glandes n'existe sur la partie du manteau recouvrant la branchie.

C'est dans le voisinage de la commissure antérieure de la fente palléale qne les glandes de Blochmann sont le plus abondantes. Elles y forment une traînée, étroite à la vérité, mais où les glandes sont presque tout à fait contiguës. On se rend facilement compte de cette multiplicité des glandes sur une coupe transversale du manteau dans cette région, qui est d'ailleurs très fortement épaissie (pl. VII, fig. 1) : les cellules de Blochmann s'y montrent superposées à des niveaux différents, et l'épaisseur du manteau y est parcourue de fibres musculaires nombreuses, allant d'une face à l'autre, et dont la

contraction vient sans doute aider à l'expulsion rapide du liquide défensif.

Cette traînée ne s'arrête pas au niveau du pilier commissural antérieur; elle se continue, au contraire, en avant de la gouttière palléale supra-céphalique; les glandes s'y espacent peu à peu, mais on les voit se prolonger jusque de l'autre côté de la tête, en devenant de plus en plus rares.

C'est ainsi à l'entrée même de la cavité palléale, plus spécialement à l'entrée du courant d'eau, que se trouvent localisées ces glandes de défense, et c'est là aussi que nous trouverons l'autre glande de défense spécialisée que nous avons appelée la *glande intrapalléale*.

Partout ailleurs, dans la bande submarginale indiquée tout à l'heure, les glandes sont assez espacées; cette bande se continue en arrière jusqu'au voisinage du raphé supérieur; en ce point la bande glandulaire cesse d'être marginale pour s'incurver à gauche vers le fond de la cavité palléale, en suivant le bord antérieur du raphé. Elle se continue même dans le cæcum, mais les glandes y diminuent rapidement de nombre et deviennent tout à fait sporadiques. Au niveau du raphé même, les glandes de Blochmann manquent totalement, mais elles reparaissent de l'autre côté, entre le raphé et le pli sutural et dans le pli sutural lui-même. Dans cette région postérieure du lobe suprapalléal, les glandes, abandonnant le bord libre, occupé par le raphé, se répartissent uniformément, mais dans un ordre très dispersé, sur toute l'étendue du plafond palléal.

Enfin on les retrouve dans le lobe infrapalléal, également éparses : assez espacées en arrière du raphé, elles manquent totalement sur ce dernier, et forment au contraire en avant de lui une bande assez riche, suivant le bord antérieur du raphé et remontant vers le cæcum, en regard de celle que nous avons décrite sur le plafond palléal.

En résumé, il n'existe chez le Scaphandre, comme nous l'avons annoncé plus haut, aucune région glandulaire spécialisée méritant le nom de *glande à mucus* (1). Les glandes

(1) PELSENEER (**94**, p. 11) mentionne à tort chez *Scaphander* une glande hypo-

mucipares ordinaires, aussi bien que les glandes de Blochmann, sont toujours éparses ; en aucun endroit du manteau elles ne se groupent étroitement de façon à accuser une différenciation spéciale. Par contre, elles se raréfient et disparaissent même, d'une façon à peu près, sinon tout à fait complète, d'abord au niveau des raphés, et ensuite dans la partie du manteau qui recouvre la branchie, ainsi que dans le diverticule antérieur de la cavité palléale, régions qui, en raison de leur vascularisation, ont vraisemblablement un rôle respiratoire considérable, presque au même titre que la branchie elle-même.

Raphés et régions respiratoires mises à part, les glandes de Blochmann existent plus ou moins sur tous les autres points de la cavité palléale, et même dans la gouttière palléale antérieure.

Glande intrapalléale. — Il faut rattacher aux organes palléaux glandulaires des Scaphandres, et très certainement aux glandes palléales de défense, une glande spécialisée pluricellulaire, que nous avons déjà brièvement fait connaître (*C. R. Ac. Sc.*, 1er juin 1908) sous le nom de *glande intrapalléale*.

Elle est incluse dans le manteau, ou plutôt dans le repli palléal qui forme le plafond de la gouttière palléale supra-céphalique ; mais elle est située immédiatement en avant de la commissure antérieure de la fente palléale, tout contre le fond de la gouttière (pl. II, fig. 2, 3, *gip*).

Sa couleur sur le vivant est d'un gris brun légèrement violacé, rose-chair sur les individus conservés ; sa forme est sensiblement elliptique, légèrement allongée parallèlement à la ligne d'attache du manteau. Elle est tout entière contenue dans l'épaisseur du repli palléal, et détermine tout au plus une légère saillie à la face inférieure de celui-ci. Son diamètre maximum, sur un individu de 45 millimètres de long, est de 5^{mm} ; son contour est assez flou, aspect dû à ce que la glande est déchiquetée à sa périphérie, et y laisse voir des incisures

branchiale, dont la structure serait la même que chez *Acteon* et chez *Bulla* (Voy. la note de la p. 44).

assez profondes. Elle est placée sur le trajet des sinus qui suivent le repli palléal, et les coupes montrent qu'elle est, en fait, entourée d'un large sinus sanguin ; elle est d'ailleurs plongée de toutes parts dans le tissu conjonctif extrêmement lacuneux qui forme l'épaisseur du repli palléal, de sorte qu'elle est, pour ainsi dire, pénétrée par le liquide sanguin.

Elle présente un orifice étroit, en forme de boutonnière,

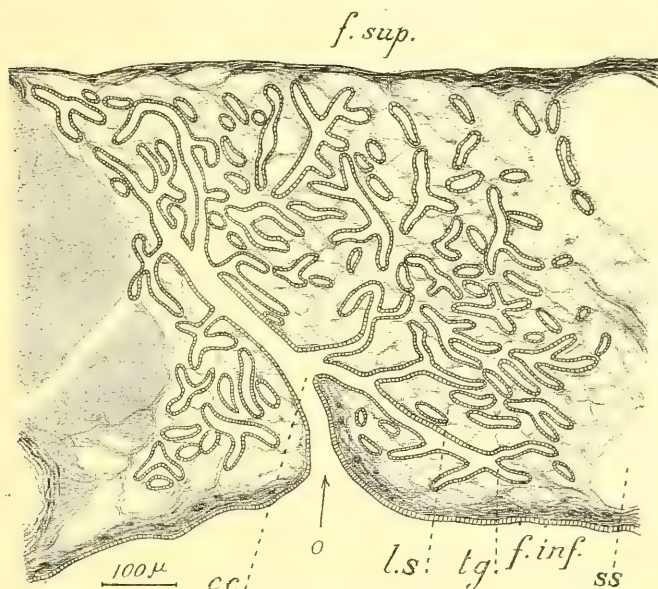


Fig. T. — *Scaphander lignarius.* — Coupe passant par le pore excréteur de la glande intrapalléale d'un individu jeune : — *f. sup*, face supérieure externe du manteau ; *f. inf*, face inférieure ; *o*, orifice excréteur ; *cc*, cavité centrale ; *tg*, tubes glandulaires ; *ls*, lacunes sanguines ; *ss*, sinus sanguin marginal. — Dessin à la chambre claire, schématisé pour la représentation de l'épithélium (× 100).

assez facilement visible à l'œil nu, ou au moins à la loupe, sur la face inférieure. Assez souvent, il peut exister un ou deux orifices supplémentaires, en général beaucoup plus petits que l'orifice principal, mais que l'examen des coupes en série met nettement en évidence.

La constitution de la glande se laisse très aisément reconnaître si on l'étudie sur de jeunes individus (fig. T). On voit alors qu'elle appartient au type des glandes ramifiées. Immédiatement derrière l'orifice (*o*), existe une cavité assez étendue (*cc*), mais très étroite et très anfractueuse, fonctionnant

comme réservoir excréteur, et d'où partent dans tous les sens des tubes ramifiés (*tg*), terminés en cul-de-sac, mais assez peu nombreux et assez bien isolés les uns des autres, au milieu du tissu conjonctif environnant, pour qu'on puisse nettement voir leur disposition. Dans les spécimens plus âgés (fig. U),

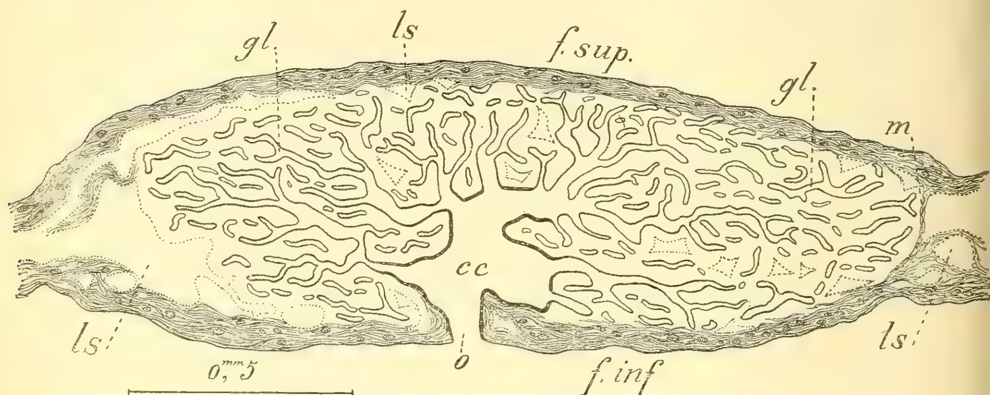


Fig. U. — *Scaphander lignarius.* — Coupe passant par le pore excréteur de la glande intrapalléale d'un individu adulte : — *gl*, cavités glandulaires ; *m*, cloisons musculaires formant la limite de la glande. Les autres lettres comme dans la figure T. — Les lacunes sanguines sont limitées par un trait pointillé, les cavités glandulaires par un trait plein, l'épithélium différencié de la cavité centrale par un trait plus foncé. — Dessin à la chambre claire, schématisé par simplification des cavités glandulaires (× 60).

la ramification de la glande s'accentue dans des proportions énormes, les tubes s'accolent étroitement les uns aux autres et s'enchevêtrent de telle sorte qu'il est difficile de reconnaître leur disposition ou même leur véritable nature, et l'aspect des coupes ne laisse voir qu'un ensemble de cloisons irrégulières, formant un réseau compliqué, et dont les mailles sont remplies par les cellules glandulaires, groupées autour d'une cavité qui est la lumière du tube ; mais souvent, gonflées par le liquide qu'elles sécrètent, elles obturent cette lumière elle-même et ne laissent voir entre elles aucun vide. A la périphérie de la glande toutefois, les tubes, moins nombreux, se séparent les uns des autres, en formant des boyaux terminés en cul-de-sac, et c'est ce qui donne lieu aux incisures que nous a montrées l'examen macroscopique.

La cavité centrale de la glande (*cc*), placée au niveau de l'orifice de sortie (*o*), s'est elle-même considérablement accrue,

et forme un espace vide, très spacieux, où paraît s'accumuler le liquide sécrété, prêt à être déversé par l'orifice.

Tout est disposé dans la glande intrapalléale pour projeter rapidement et avec force le liquide produit par la glande et emmagasiné dans le réservoir au fur et à mesure de sa formation. Dans la région de la glande, l'épaisseur du manteau est traversée par des fibres musculaires très longues, orientées perpendiculairement à la surface du manteau et allant d'une face à l'autre de celui-ci ; d'autres sont plus ou moins obliques ; ces fibres musculaires sont particulièrement abondantes dans le voisinage de la cavité centrale et sur son pourtour, courant dans les cloisons conjonctives qui séparent les tubes glandulaires. Ces fibres ne peuvent avoir d'autre rôle que de comprimer cette cavité centrale pour expulser le liquide; d'autre part, autour de l'orifice d'excrétion, se voient encore de nombreuses fibres musculaires, orientées en sens divers, qui, sans former un sphincter spécialisé, peuvent cependant agir de la même façon, et contribuent sans doute, elles aussi, à la projection violente du liquide. La glande intrapalléale semble ainsi avoir pour rôle de défendre l'entrée de la cavité palléale, et sa situation est remarquablement en rapport avec ce rôle.

L'épithélium qui tapisse les cavités glandulaires est formé de cellules disposées, bien entendu, sur une seule assise. Si on les étudie plus spécialement dans les tubes ou dans les mailles qu'ils forment par leur enchevêtrement, c'est-à-dire dans les parties plus spécialement sécrétrices, ces cellules se montrent avec une différenciation très faible (pl. VIII-IX, fig. 6, 7) ; elles sont toutes semblables, à peu près isodiamétriques; leur protoplasme se colore très faiblement aux réactifs, surtout dans la portion distale, qui paraît à peu près entièrement occupée par le liquide hyalin formant la substance excrétée. Le noyau, basilaire, entouré d'un protoplasme un peu plus dense, est tantôt gros et clair, tantôt petit et condensé, suivant l'âge, ou plus exactement suivant la phase de sécrétion de la cellule considérée.

Ces cellules sont tout à fait semblables aux cellules du rein des Mollusques primitifs, et notamment aux cellules du rein du Scaphandre lui-même, qui, au point de vue de l'épithélium

rénal, a gardé, comme chez tous les Tectibranches, un caractère tout à fait archaïque.

Chez les jeunes, les éléments que nous venons de décrire, et qui sont manifestement les éléments glandulaires caractéristiques de la glande intrapalléale, n'existent guère que vers le fond des tubes glandulaires qui forment à ce moment la glande. Plus haut, ce ne sont plus que des éléments très aplatis, dont l'activité paraît être très faible (pl. VIII-IX, fig. 7). Le réservoir excréteur n'a plus qu'un revêtement de cellules épithéliales très petites, très basses, non glandulaires, dont le protoplasme se colore uniformément d'une teinte violacée assez foncée, et qui ne renferme aucune vacuole excrétrice.

Au contraire, chez l'adulte, la puissance glandulaire s'accroît notablement; la totalité des cellules tapissant les tubes sécréteurs devient glandulaire et prend l'aspect typique défini au début de cette description. La cavité centrale elle-même, qui n'est qu'une dilatation du réservoir excréteur primitif, devient glandulaire; les cellules qui la tapissent deviennent elles aussi sécrétrices, mais avec des caractères assez différents de ceux que nous avons trouvés tout à l'heure (pl. VII, fig. 9).

Elles sont beaucoup plus longues et plus minces, et leur protoplasme basilaire se colore fortement aux réactifs, se distinguant ainsi nettement de la portion périphérique, occupée par une vacuole claire, restant incolore, et faisant saillie à la surface libre de l'épithélium sous la forme d'une grosse vésicule renflée. Nous n'avons pas constaté dans ce revêtement, non plus d'ailleurs que dans le reste de la glande, la présence de cellules ciliées, ou de cellules quelconques de soutènement (1).

Ce n'est que tout à fait au voisinage du pore excréteur que l'épithélium conserve son caractère d'épithélium de revêtement; il est très analogue à l'épithélium général du manteau, et on y voit même quelques cellules caliciformes mucipares.

Tout au moins dans les cellules glandulaires qui forment le revêtement de la cavité centrale, nous avons pu constater un mode de sécrétion identique à celui que l'un de nous

(1) Contrairement à la règle formulée par J. Thiele (**97**, p. 662-669), que les glandes cutanées d'origine exodermique des Mollusques comprennent toujours un mélange de cellules glandulaires et de cellules de soutènement.

(R. Perrier, **89**) a mis en évidence pour les cellules rénales des Mollusques et particulièrement des Gastéropodes : une vacuole claire se forme dans la région distale de la cellule, renfermant de fines granulations colorées en rose par l'éosine et quelquefois aussi des concrétions solides ; cette vacuole se pédiculise et finit par se détacher de la cellule, en restant entourée par une mince pellicule protoplasmique : sous la forme de petites vésicules sphériques, ces vacuoles tombent alors dans la cavité centrale, où on les voit s'accumuler en petits amas, prêtes à être évacuées (pl. VII, fig. 10).

Quelques glandes de Blochmann peuvent se trouver incluses au beau milieu de la glande intrapalléale, mais elles y sont, ce qui est assez compréhensible, très peu nombreuses.

La glande intrapalléale, qui existe aussi bien dans *Sc. puncto-striatus* que dans *Sc. lignarius*, paraît spéciale à ce genre ; nous ne l'avons pas retrouvée, malgré nos recherches, dans les autres formes de Tectibranches, et aucun autre organe, dans ces derniers, ne paraît pouvoir lui être homologué (1).

Histologie des raphés — Les raphés, comme nous l'avons dit précédemment, sont, chez les Scaphandres, fort peu saillants. Ils sont superposés chacun à un sinus sanguin, qui ne diffère des lacunes voisins que par l'abondance considérable de cellules de Leydig, cellules claires, assez volumineuses, fixées aux trabécules musculo-conjonctives, ou incluses dans le tissu conjonctif.

Les bandes épithéliales sont ici fort larges (pl. VIII-IX, fig. 2, *rs*, *ri*) ; elles atteignaient, sur un individu de grande taille, 2^{mm},5, et, sur un jeune spécimen, 1/2 millimètre environ. Elles se prolongent dans le cæcum jusqu'à son extrémité, en diminuant graduellement de largeur lorsque celui-ci se rétrécit lui-même ; d'une façon générale, on peut considérer que la largeur de la bande épithéliale à un niveau déterminé est égale

(1) Vayssière (**80**, p. 90) mentionne chez Scaphandre un certain nombre d'organes glandulaires, mais nous n'avons pu arriver à les identifier avec certitude à ceux que nous avons observés nous-mêmes. Aucun d'eux ne paraît se rapporter à la glande intrapalléale.

au tiers de la largeur du cæcum à ce niveau, et équivaut sensiblement à la largeur de chacune des deux rampes qu'elle détermine dans le cæcum.

La bande ciliée qui forme la partie la plus importante de ce ruban épithélial présente une largeur en rapport avec celle de ce dernier. Dans un spécimen où la largeur totale du ruban épithélial est 550 μ, la bande ciliée présente 350 μ. Les cellules qui la forment (pl. VIII-IX, fig. 3) sont très hautes (35 μ environ), mais extrêmement minces (2 μ). Leurs caractères sont les mêmes que ce que nous avons vu chez Actéon : le noyau, sub-basilaire, est long et grêle ; les cils vibratiles sont extrêmement puissants : ils ont 50 μ, dépassant notablement la hauteur de la cellule même, et se touchant d'un raphé à l'autre ; le protoplasme de la partie supérieure de la cellule, où pénètrent les racines des cils, est coloré par elles en rose, tandis que le reste est plus ou moins violacé.

De part et d'autre de la bande ciliée est une bordure chauve beaucoup plus étroite, qui n'a que 100 μ de largeur, dans les proportions de mensuration données plus haut. Les cellules qui les forment ont leur noyau ovoïde, submédian, à structure plus claire que ceux de la bande ciliée. Il n'y existe pas trace de cils, et, corrélativement, la portion périphérique de leur protoplasme n'est pas colorée en rose.

Le passage de la bande ciliée à la bordure chauve se fait de façon assez brusque, et les deux formations sont aisément distinguées, en raison des différentes colorations que leur donnent les réactifs.

Latéralement, la bordure chauve, qui, au contact de la bande ciliée, a la même hauteur de cellules que cette dernière, s'abaisse assez brusquement à 8 ou 9 μ, pour passer à l'épithélium banal du manteau qui descend jusqu'à une hauteur de 5 μ.

Ces caractères de la bande épithéliale se retrouvent très analogues dans toute son étendue ; les cellules sont seulement un peu moins hautes dans sa portion palléale que dans le cæcum.

Il n'existe pas de glande raphéenne analogue à ce que nous avons vu dans Actéon, et ce fait est en rapport avec

l'absence de cellules mucipares différenciées chez les Scaphandres. Seules quelques cellules caliciformes, interposées dans l'épithélium, se trouvent çà et là, près des raphés, et aussi quelques glandes de Blochmann, signalées déjà, et dont on trouve de rares représentants jusque vers le fond du cæcum, dans la rampe suturale comme dans la rampe antérieure, mais plus abondamment dans cette dernière.

Histologie du cæcum (pl. VIII-IX, fig. 2). — La structure du cæcum peut s'étudier facilement sur une coupe transversale pratiquée en un point quelconque de sa longueur. Sa cavité interne est divisée par les deux larges raphés, qui s'opposent l'un à l'autre, en deux rampes, qui sont, comme chez Actéon, la *rampe suturale* en arrière, et la *rampe antérieure* ou *palléale* en avant, la première étant légèrement plus petite que la seconde. A part la différenciation que montrent les rubans épithéliaux des raphés, l'épithélium qui tapisse la cavité cæcale ne présente rien de particulier, ce qui est en rapport avec l'homogénéité du revêtement palléal proprement dit, et avec l'absence de glandes raphéennes différenciées. On y rencontre çà et là des cellules mucipares et aussi quelques glandes de Blochmann (*gb*), qui existent aussi bien dans l'une que dans l'autre rampe.

La paroi du cæcum est plus épaisse que dans Actéon ; mais elle est en réalité creusée de très nombreuses lacunes (*ss*), si bien que le cæcum doit être parcouru par une véritable nappe sanguine courant dans l'épaisseur de sa paroi.

Cette paroi lacuneuse est riche en muscles. Sous l'épithélium interne, existe un véritable revêtement continu de fibres musculaires entre-croisées en tous sens ; d'autres, beaucoup moins nombreuses, sont appliquées contre la paroi externe. Enfin, d'une paroi à l'autre courent, en même temps que de minces fibres conjonctives formant une sorte de réticulum à mailles très lâches, des fibres musculaires assez nombreuses qui peuvent contribuer à faire circuler le sang dans cette paroi, bien que d'une façon fort irrégulière.

A ces muscles se trouvent jointes de très nombreuses cellules de Leydig qui débordent d'ailleurs dans la paroi de toute la

rampe suturale. Elles deviennent particulièrement nombreuses dans les sinus sanguins sous-jacents aux raphés, où elles forment fréquemment (*cl*) des files (sur 2 ou 3 cellules de front) allant de la membrane externe à la membrane interne de la paroi.

Au niveau du pli sutural existe une sorte de bourrelet saillant déterminé par un fort massif musculaire (*m*), qui devient particulièrement important vers l'extrémité du cæcum où il forme une bandelette visible à l'œil nu (pl. V-VI, fig. 10, *m'*).

La description que nous venons de donner, et où nous avons mis en lumière l'abondance des muscles dans le cæcum, montre que cet organe est éminemment contractile, et en particulier le muscle sutural que nous avons cité en dernier lieu lui permet de se rétracter fortement. Sans entrer dans l'étude des fonctions du cæcum, qui seront discutées plus tard dans un aperçu général, on peut, à cette place, indiquer que ses contractions ne peuvent qu'accélérer l'expulsion de l'eau de la cavité palléale, et rendre plus puissant le courant de sortie de cette eau ainsi que des produits d'excrétion des glandes de défense, qui sont alors projetés avec force au dehors.

GENRE **ACERA**, O. F. Müller 1776 (1).

Acera bullata Müller et **Acera soluta** Gmelin.

Nous avons étudié deux espèces appartenant à ce genre :
1° *Acera bullata* O. F. Müller, dont plusieurs spécimens nous ont été fournis par la Station zoologique de Naples.

2° *Acera soluta* Gmelin, dont nous avons trouvé, dans la collection du Muséum, plusieurs beaux exemplaires, recueillis à Zanzibar en 1840 par L. Rousseau.

La synonymie d'*Acera bullata* ne présente aucune difficulté, les auteurs s'étant généralement accordés sur l'interprétation de l'*Akera bullata* Müller. Le tableau ci-après donne les principales références, qu'on trouvera beaucoup plus développées dans PILSBRY, *Man. of Conch. ; Struct. and Syst.*, t. XV, p. 377.

1776. *Akera bullata.* O. F. MÜLLER, *Zool. Dan. Prodr.*, p. 242, n° 2921.
1788. *Akera bullata.* O. F. MÜLLER, *Zoologia Danica*, p. 40; pl. LXXI, fig. 1-5 (médiocres); (1 et 2 s'appliquent à la coquille, 4 et 5 à l'animal).
1788. *Bulla soluta parva.* CHEMNITZ, *Conch. Cab.*, t. X, p. 122; pl. 146, fig. 1358,
1790. *Bulla Akera.* GMELIN, *Syst. Nat.*, Ed. XIII, p. 3434.
1822. *Bulla fragilis.* LAMARCK, *An. s. vert.*, vol. VI, 2e partie, p. 36.
1850. *Bulla* (*Akera*) *bullata.* A. ADAMS, *Thes. Conchyl.*, p. 572 ; pl. CXXI, fig. 41.
1867. *Acera bullata.* JEFFREYS, *British Conchology*, t. IV, p. 431 ; t. V, pl. XCV fig. 1.
1878. *Acera bullata.* G. O. SARS, *Moll. Reg. Arct. Norv.*, p. 281 ; pl. XXVI, fig. 1, 1b (coquille) ; 1c (animal).

L'*Acera soluta* est une espèce clairement définie, car GMELIN, son auteur, a renvoyé à une figure de Chemnitz qui ne laisse aucun doute sur son identification, et que cet auteur désigne sous la dénomination, malheureusement non binominale, de *Bulla soluta magna*.

Nous ne donnons ici que les références originales et deux autres qui fournissent la représentation de l'animal et une figure correcte de la coquille.

1788. *Die neue Oblate. Oblata* [sic] *nova. Bulla soluta magna...* « La nouvelle oublie ». CHEMNITZ, *Conch. Cab.*, t. X, p. 123; pl. 146, fig. 1359-1361.
1790. *Bulla soluta.* GMELIN, *Syst. Nat.*, Ed. XIII, p. 3434.

(1) Nous adoptons la transformation de la graphie *Akera* en *Acera*, correction proposée pour la première fois, nous semble-t-il, par Jeffreys, à propos de la présente espèce, conformément à l'usage de transcrire le κ grec en c. Il ne faut pas confondre le genre *Acera* Müller avec le genre *Acera* Lamarck : ce dernier tombe en synonymie du genre *Doridium*, que nous étudierons dans la deuxième partie de ce mémoire.

1850. *Bulla soluta.* A. ADAMS et REEVE, *Zool. Samarang*, pl. XVIII, fig. 2 (animal).
1850. *Bulla* (*Akera*) *soluta.* A. ADAMS, *Thes. Conch.*, t. II, p. 572; pl. CXIX, fig. 4 (animal) et pl. CXXI, fig. 40 (coquille).

Acera bullata a été l'objet de nombreuses recherches, dont les principales, pour le point qui nous occupe, sont celles de MEYER et MÖBIUS (**65**), VAYSSIÈRE (**85**, p. 164), R. BERGH (**00**, p. 167), GUIART (**01**).

Acera soluta n'a été étudié anatomiquement, à notre connaissance, que par R. BERGH (**01**, p. 308-312).

Bien que présentant des différences intéressantes, que nous signalerons au fur et à mesure de l'étude des organes, l'organisation générale de ces deux formes est, dans ses grands traits, assez analogue pour justifier leur réunion générique, établie sur les données conchyliologiques.

C'est surtout à *A. bullata* que s'appliquent les descriptions que nous donnons ci-dessous.

Le genre *Acera* présente des particularités remarquables qui ont conduit à juste titre MAZZARELLI (**91** *a*, p. 243), et, après lui, R. BERGH (**02**), à l'isoler dans une famille spéciale, la famille des Acéridés, faisant le passage des Céphalaspidés aux Anaspidés, autrement dit des Bulléens aux Aplysiens. Cette manière de voir nous semble, pour des raisons sur lesquelles nous reviendrons plus tard, tout à fait justifiée, et nous y souscrivons pleinement.

Il ne nous paraît pas utile de revenir sur la forme générale de l'animal, connue par les figures de Meyer et Möbius (fig. 1-4), de Guiart et autres, et que rappelleront suffisamment les figures d'anatomie que nous donnons nous-mêmes (pl. II, fig. 4-6 et pl. VIII-IX, fig. 9). Mentionnons seulement l'existence de parapodies bien développées, comparables à celles des Aplysies, qui peuvent se rabattre sur la coquille de façon à la cacher à peu près entièrement, et grâce auxquelles l'animal peut nager activement (MEYER et MÖBIUS [**65**], fig. 10-16; GUIART [**01**], p. 44, fig. 8).

Nous avons constaté que, chez *Acera bullata*, comme chez la plupart des Bulléens, toute la surface du pied et des parapodies est uniformément recouverte de cils vibratiles très serrés,

et relativement courts (2μ environ). Bien entendu, pas plus que dans les autres formes, il n'existe chez les Acères, essentiellement fouisseuses, de sole pédieuse différenciée.

Les auteurs précédents, et aussi LEGENDRE (**05**), nous ont également renseignés sur les habitudes éthologiques des Acères ; celles-ci se rencontrent principalement dans la vase bourbeuse des herbiers ou prairies de zostères, surtout dans les points où les zostères sont mortes, où la vase est particulièrement malodorante et pleine de matières végétales en décomposition ; nous verrons qu'une foule de points de l'organisation des Acères sont en rapport avec l'adaptation à ce milieu, dont les conditions paraissent si défavorables.

C'est en particulier le cas pour le premier caractère dont nous ayons à nous occuper, la disposition de la fente palléale, assez différente de ce que nous avons vu jusqu'ici.

Fente palléale ; expansions épicochléaires. — Cette fente palléale est notablement rejetée en arrière, le pilier musculaire qui forme sa commissure antérieure étant placé assez loin sur le bord latéral droit (pl. VIII-IX, fig. 9, et fig. X).

Mais le plus important est l'occlusion relative de cette fente palléale, qui est obstruée par des dispositions particulières ne laissant subsister comme orifices fonctionnels qu'un orifice d'entrée antérieur, lui-même de dimensions restreintes, et un orifice de sortie postérieur, sous la forme d'une longue et étroite fente cloacale.

Cette occlusion est uniquement déterminée par le lobe infrapalléal. Celui-ci, en effet, se projette, à la partie postérieure de l'animal, en une expansion épicochléaire (fig. V, *ep. li*), qui était déjà indiquée chez Actéon, et plus encore chez Scaphandre. Mais, tandis que, chez les Scaphandres, elle se projette simplement en dehors, dans la direction même du lobe infrapalléal, augmentant seulement l'étendue du plancher palléal, chez les Acères, l'expansion épicochléaire se replie en dessus, se rabattant sur le labre de la coquille, de façon à obturer la fente palléale sur toute la moitié postérieure du côté droit. De plus, en avant de son point d'attache à la face dorsale de la masse céphalo-pédieuse, au lieu de s'arrêter pure-

ment et simplement comme d'habitude, le lobe infrapalléal se prolonge sur le plancher de la cavité palléale, en un bourrelet linéaire dirigé d'arrière en avant et qui s'étend presque jusqu'à la base du pilier commissural antérieur. Ce bourrelet (pl. VIII-IX, fig. 9, *pp*) forme une sorte de parapet, qui réduit d'autant l'orifice d'entrée de la cavité palléale.

Il faut noter en passant, bien que cela n'ait pas de rapport avec l'obturation de la fente palléale, que, au niveau de cet orifice, le lobe suprapalléal se prolonge, de son côté, au delà du labre de la coquille, et se recourbe sur la face externe de celle-ci ; il constitue, autrement dit, lui aussi, une expansion épicochléaire, qui cache le bord de la coquille (fig. V, *ep. ls*).

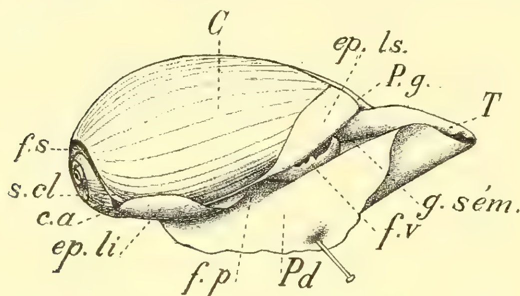


Fig. V. — *Acera bullata.* — *C*, coquille ; *T*, tête ; *Pd*, parapodie droite ; *P.g*, parapodie gauche ; *g. sém*, gouttière séminale ; *f.v*, feuillet vulvaire ; *f.p*, entrée de la fente palléale ; *ep.li*, expansion épicochléaire du lobe infrapalléal ; *ep.ls*, expansion épicochléaire du lobe suprapalléal ; *c. a*, cheminée anale ; *s.cl*, sinus cloacal ; *f. s*, fente suturale de la coquille.

Cette expansion est ici encore assez étroite, mais s'étend en longueur au-dessus de la tête, sur tout le bord antérieur de la coquille. Ainsi se continue en avant le recouvrement de la coquille, déjà recouverte en arrière. Dans les formes plus évoluées de Bulléens, cet investissement se poursuivra jusqu'à ce que la coquille devienne, dans quelques genres, presque absolument interne.

C'est en dehors du bourrelet infrapalléal décrit plus haut, par conséquent en dehors de la cavité palléale proprement dite, que se trouve l'orifice génital, entouré par une sorte de cheminée (fig. V, *f.v*), que forme une membrane enroulée sur elle-même suivant un cylindre à bords très irréguliers et fortement échancrée en avant. C'est le « vulvares Blatt » de Bergh (**01**, p. 309), les « Hautlappen » de A. Ingier (**06**). Par la base de cette échancrure s'échappent les spermatozoïdes, qui suivent ensuite la gouttière séminale (*g. sém*).

Ajoutons enfin que les deux parapodies, en se recourbant au-dessus de la coquille qu'elles recouvrent à peu près entièrement, viennent compléter la protection de l'animal. En particulier, la parapodie droite (*Pd*) recouvre entièrement la fente palléale et les lobes épicochléaires du manteau, ne laissant en avant qu'un petit orifice arrondi, porte d'entrée avancée que doit traverser l'eau avant d'arriver à l'entrée véritable de la cavité palléale.

La disposition de la fente palléale à la partie postérieure du corps est, d'autre part, assez particulière, et mérite d'être décrite avec quelque détail. Arrivés en arrière contre la ligne de suture de la coquille, les bords libres des deux lobes palléaux, au lieu de se continuer l'un par l'autre comme chez Actéon, se recourbent brusquement en un angle droit, que nous appellerons l'*angle cloacal* (pl. II, fig. 6), et remontent vers la gauche, c'est-à-dire vers le fond de la cavité palléale, parallèlement à la suture, sur une assez grande longueur.

Ils limitent entre eux un *sinus cloacal* (fig. V, *s. cl*) analogue à celui que nous a déjà montré le Scaphandre, mais beaucoup plus étendu, et correspondant à la *fente suturale* de la coquille, qui est si caractéristique du genre *Acera*.

Fente suturale de la coquille. — Cette *fente suturale* a depuis longtemps été mentionnée par les conchyliologistes, et c'est en raison de son existence que Chemnitz (*loc. cit.*, p. 122) avait désigné les deux espèces que nous étudions sous les noms respectifs de *Bulla soluta parva* et de *Bulla soluta magna*; mais Meyer et Möbius seuls, à notre connaissance, en ont donné une description très sensiblement exacte et un peu détaillée, description qui a cependant besoin d'être précisée sur un certain nombre de points, en raison du rôle physiologique important que nous avons reconnu à cette fente.

La coquille des Acères est fort mince, bien que calcifiée, et elle conserve de ce fait une certaine flexibilité. D'autre part, vers le bord sutural (fig. W), où chaque tour de spire se rattache au tour précédent, le dépôt de calcaire s'interrompt suivant une très étroite zone, dans laquelle la coquille est uniquement constituée par une membrane de conchyoline (*m*), très mince

et très souple. Cette membrane forme une spirale continue autour de l'apex de la coquille ; mais elle n'est pas située au bord sutural même, et on retrouve, entre elle et ce dernier, une nouvelle zone calcaire (*s*), très mince, où la coquille reprend sa structure normale.

La membrane disparaît elle-même à quelque distance du labre de la coquille, si bien que, sur une longueur d'un peu plus d'un quart de tour de spire, il existe une solution de continuité, une véritable fente, entre le dernier tour de spire et l'avant-dernier : c'est ce que nous appelons la *fente suturale* (*fs*), fente qui s'accroît encore de ce fait qu'à son niveau manque aussi la portion suturale elle-même de la coquille. A l'endroit où elle s'arrête, au fond de la fente suturale, la membrane de conchyoline se termine par un bord libre arqué (*a*), qui s'avance peu à peu au fur et à mesure que la coquille grandit, de façon que la fente suturale garde toujours la même longueur relative. Par contre, la membrane de conchyoline s'incruste elle-même de calcaire, dans ses parties les plus âgées, de sorte que, du côté de l'apex, l'union se trouve rétablie entre les tours de spire successifs par la formation d'un septum rigide (*d*); on revient ainsi, mais par un drocessus secondaire, à la disposition normale des coquilles

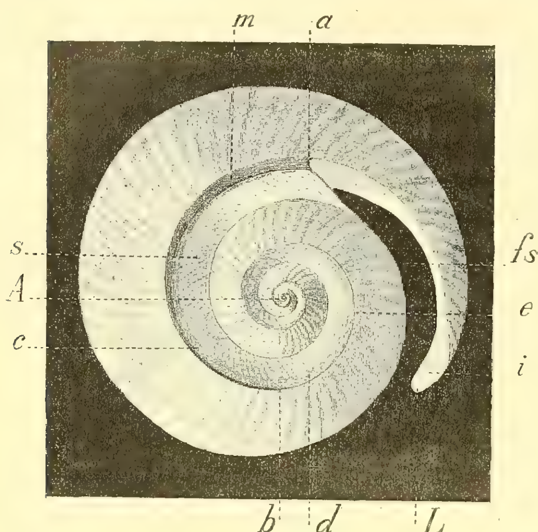


Fig. W. — *Acera soluta.* — Partie apicale de la coquille, montrant la disposition de la fente suturale : — *L*, labre de la coquille ; *i*, sa face interne ; *A*, apex ; *fs*, fente suturale ; *m*, membrane suturale ; *a*, son bord libre formant le fond de la fente suturale ; *c*, zone de calcification de la membrane suturale, le bord de cette zone calcifiée s'étendant, suivant une ligne très oblique, de *a* en *b* ; à partir de *d*, la membrane est entièrement calcifiée; *s*, portion suturale du test, à structure normale ; *e*, carène saillante, courant tout le long de la jonction de la coquille et de la membrane, calcifiée ou non.

ordinaires. On voit du reste facilement les stries d'accroissement de cette incrustation secondaire, sous la forme de lignes très obliques, allant du bord interne au bord externe du septum (de *a* à *b*). L'incrustation de la membrane est complète à partir d'un demi-tour de spire de son bord libre. Il faut d'ailleurs ajouter que, même sur la partie restée membraneuse, se dépose du calcaire, surtout dans la partie éloignée du bord libre, mais sans former de dépôt continu, et sans entraîner le moins du monde la rigidité de la membrane.

Il résulte de cette disposition que le dernier tour de spire tout entier, ainsi libre par un de ses bords et flexible jusqu'à un certain point, peut jouer de façon à s'abaisser ou à se relever, et par là à rétrécir ou à laisser ouverte la fente suturale. Il est facile, par la pression des doigts, de déterminer ces mouvements du dernier tour de spire de la coquille, et en fait, comme nous allons le voir, de semblables mouvements se produisent normalement.

C'est à la fente suturale que correspond exactement le sinus cloacal du manteau, et c'est au niveau même du bord libre de la lame de conchyoline que les deux lobes palléaux viennent s'unir l'un à l'autre, pour former la *commissure cloacale* (fig. X, *s.cl*). Les bords épaissis des deux lobes palléaux, entre lesquels est comprise la fente cloacale, seule porte de sortie de la cavité palléale, remplissent ainsi toute l'ouverture de la fente suturale, et, si le dernier tour de la coquille s'abaisse, il appuie ces bords l'un sur l'autre et ferme ainsi complètement cette fente. C'est ce qui se produit en effet, grâce à des muscles spéciaux qu'il nous reste à décrire.

Muscles adducteurs. — Ces muscles, au nombre de deux, rappellent tout à fait les muscles adducteurs des Lamellibranches, et nous pouvons, sans vouloir établir entre les uns et les autres une homologie réelle, leur donner le même nom. Ils sont placés (fig. X) l'un (*m.a.a*) en avant, l'autre (*m.a.p*) en arrière de la cavité palléale, sur une ligne sensiblement parallèle au labre de la coquille. Tous les deux traversent l'épaisseur du lobe suprapalléal, pour aller s'insérer à la face

interne du dernier tour de spire, où ils déterminent une impression en forme de fossette, comme chez les Lamellibranches. Quand on sépare le manteau de la coquille, les muscles adducteurs montrent leur extrémité sur la face externe du manteau, sous la forme de petites facettes blanches, nettement limitées (1).

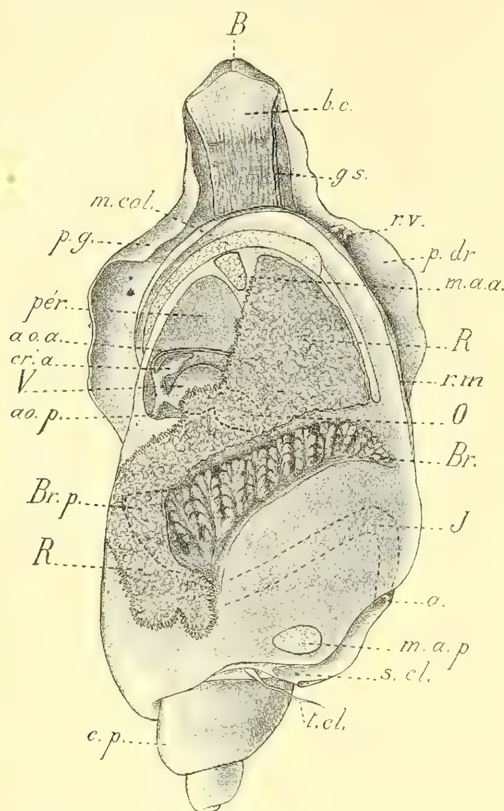


Fig. **X**.— *Acera soluta*.— L'animal extrait de sa coquille: — *B*, bouche ; *bc*, bouclier céphalique ; *gs*, gouttière séminale ; *rv*, repli vulvaire ; *p. dr*, parapodie droite ; *m. a. a*, muscle adducteur antérieur ; *R*, rein, vu par transparence, s'étendant largement dans le plafond du diverticule antérieur ; *r. m*, repli marginal (expansion épicochléaire antérieure du lobe suprapalléal) rabattu ; *O*, oreillette, cachée sous le rein ; *Br*, branchie, supposée vue par transparence ; *J*, place du rectum ; *a*, cheminée anale ; *m. a. p*, muscle adducteur postérieur ; *s. cl*, fond du sinus cloacal ; *t. cl*, tentacule cloacal ; *c.p*, cæcum palléal, courant tout le long du tortillon ; *R*, rein ; *Br.p*, portion postérieure récurrente de la branchie, cachée sous le rein ; *ao.p*, aorte postérieure ; *V*, ventricule ; *cr. a*, crête de l'aorte ; *ao. a*, aorte antérieure, courant sur le plancher du péricarde ; *pér*, portion antérieure du péricarde ; *p.g*, parapodie gauche ; *m. col*, muscle columellaire.

Le muscle adducteur postérieur est placé tout à fait au niveau de la commissure des deux lobes palléaux, au fond du sinus cloacal, et quand on écarte les deux lobes l'un de l'autre (pl. II, fig. 6), on voit le muscle

(1) Bergh (**00**, p. 169) a mentionné les deux facettes en question et les a indiquées comme étant chacune en relation avec un muscle, dont le postérieur est appelé par lui *musculus testaceus* ; il n'en indique d'ailleurs ni le rôle, ni les connexions. La facette postérieure paraît avoir été figurée par lui, mais elle n'est pas mentionnée dans l'explication de la planche, et la place où elle est indiquée n'est pas tout à fait exacte. Mention est faite aussi de ces facettes musculaires pour *A. soluta*, mais sans autre indication.

faire saillie au fond du sinus, sous la forme d'une petite colonnette cylindrique (*map*), allant verticalement d'un lobe à l'autre. Ce muscle va s'insérer par son extrémité inférieure à l'avant-dernier tour de spire, exactement comme un muscle adducteur de Lamellibranche va d'une valve à l'autre.

La facette d'insertion du muscle adducteur antérieur est facilement visible, aussitôt après l'ablation de la coquille, sous la forme d'une petite plage ovale, immédiatement contiguë au muscle columellaire. Cette plage est logée dans le plafond même du péricarde, qui s'étend dans presque toute l'étendue du diverticule antérieur. Le muscle lui-même est étalé très obliquement au niveau de cette facette, de sorte qu'il aborde très obliquement aussi la coquille. Dans son trajet descendant, légèrement arqué, il se dirige d'abord en avant pour venir s'accoler contre la face postérieure du muscle columellaire, mais sans se souder avec lui, et il descend se perdre, en même temps que lui, dans la masse céphalo-pédieuse.

Il ne saurait y avoir, nous semble-t-il, d'hésitation sur le rôle d'une pareille disposition. Les deux muscles, en se contractant, ont pour effet d'abaisser le dernier tour de spire à la façon d'un opercule, et celui-ci, en pinçant le bord épaissi des deux lobes palléaux sur toute la longueur du sinus cloacal, ferme complètement l'accès de la cavité palléale du côté postérieur et empêche l'intrusion de tout corps étranger par l'orifice cloacal. Les muscles méritent donc pleinement le nom de *muscles adducteurs*, sous lequel nous les avons désignés. Ils jouent en effet le même rôle que les muscles de même nom des Lamellibranches.

Il n'y a évidemment aucune homologie réelle entre les uns et les autres. La disposition que nous venons de décrire chez les Acères, est un fait tout à fait isolé, un caractère d'adaptation à la vie dans un milieu particulièrement défavorable, où l'organisme a besoin de défenses spéciales contre des dangers fréquents, et nous nous proposons de montrer un peu plus loin que cette occlusion possible de leur cavité palléale fait partie de tout un système de défense, permettant aux Acères de lutter avantageusement contre les condi-

tions désavantageuses du milieu où on les trouve le plus fréquemment. Il n'en est pas moins intéressant de signaler la curieuse analogie que présentent ces Gastéropodes singuliers avec l'ensemble des Lamellibranches, et qui constitue un remarquable exemple de convergence.

Au surplus, on peut aller plus loin, et, comme tout le monde s'accorde à considérer les Lamellibranches comme dérivant d'une forme primitive à coquille continue, d'où seraient issus et les Gastéropodes univalves, et les Mollusques à coquille bivalves, il est assez vraisemblable d'admettre que c'est par un processus très analogue et pour des raisons semblables que se sont formés les muscles adducteurs des Lamellibranches, et que s'est constituée la coquille bivalve, avec son ligament élastique.

Comme première approximation, nous avons décrit la région cloacale du manteau comme formée simplement par un profond sinus des deux lobes palléaux, correspondant à la fente suturale de la coquille. Si nous voulons entrer dans plus de détails, nous constaterons que la disposition est en réalité un peu plus complexe que nous ne l'avons indiqué.

En fait, le lobe infrapalléal ne se continue pas directement au niveau de la commissure cloacale par le lobe supérieur du manteau. Il vient s'attacher (pl. II, fig. 6) à la face inférieure de ce dernier lobe et à quelque distance en dedans de son bord libre, et le lobe suprapalléal se continue au delà, pour aboutir seul au pli sutural.

D'autre part, au lobe infrapalléal est soudé, sur une certaine étendue, le muscle columellaire (*m. col*). Le bord externe de ce dernier est d'ailleurs fort éloigné du bord libre du lobe infrapalléal, avec lequel il n'a aucun rapport. Il ne s'en rapproche qu'au voisinage de la terminaison de celui-ci, le croise très obliquement, pour se prolonger au delà, et venir se raccorder, en même temps que le lobe suprapalléal, avec le pli sutural, le long duquel il se continue quelque temps.

Tentacule cloacal. — Entre ce muscle et la terminaison du bord libre du lobe infrapalléal, se trouve constituée une petite dépression triangulaire, au fond de laquelle s'insère la base

épaissie d'un petit filament (*t.cl*) que divers auteurs ont signalé, mais dont la structure et le rôle ont été ou complètement passés sous silence, ou très inexactement indiqués (1). Sa structure histologique, que nous étudierons plus loin, révèle son rôle essentiellement sensoriel, et nous le désignerons sous le nom de *tentacule cloacal*. C'est un filament très mince, ayant, sur les individus d'*A. bullata* conservés dans l'alcool, 7 millimètres de long en moyenne. Mais comme il renferme de nombreuses fibres musculaires, il est clair que sa longueur doit varier suivant son état de contraction. Et en effet, suivant BERGH, sa longueur varie de 3mm,5 à 15 millimètres. Chez *A. soluta*, il paraît un peu plus court (fig. X, *t.cl*).

Sa base s'épaissit en un bulbe ovoïde, au-dessus duquel se produit un amincissement brusque, où commence le filament proprement dit, qui lui-même s'atténue en pointe jusqu'à son extrémité. Il présente sur toute sa surface de petites papilles hémisphériques très nettes, très serrées à la base, devenant de plus en plus espacées à mesure qu'on approche de l'extrémité, partout avec une disposition tout à fait irrégulière. Ces papilles sont manifestement des papilles sensorielles (2).

Nous avons toujours trouvé ce flagellum caché dans le sinus cloacal, entre les lobes du manteau, position qui doit être

(1) MEYER et MÖBIUS (**65**, p. 84) l'ont signalé les premiers, comme un « filament que l'animal traîne derrière lui en rampant... On y voit des muscles transversaux et longitudinaux sous un épithélium finement granuleux. » GUIART (**01**) le considère comme un lobe palléal, sans rien dire de sa structure, ni de sa disposition. — VAYSSIÈRE (**85**, p. 23) le compare aux prolongements des lobes du manteau de *Gastropteron* et de *Doridium*. — BERGH (**00**, p. 166 et 174) le compare à la « glandula spiralis », c'est-à-dire au cæcum palléal des Actéons. Il lui donne le nom de *glandula flagelliformis*. « Sa paroi, dit-il, montre une forte musculature longitudinale et une structure glandulaire ; par places, cette dernière disparaît, d'où un aspect bossué. La cavité interne est assez vaste à la base. Elle paraît s'ouvrir en haut, dans le petit espace derrière le m. testaceus. Cette glande est la même que celle qui existe chez Actéon et chez quelques Bulles (*B. circulata*, *B. physis*), mais chez ces derniers, elle ne fait pas saillie à l'extérieur. » Cette homologie est complètement inexacte, puisque, comme nous le verrons plus loin, le cæcum palléal des Actéons est représenté aussi chez les Acères ; mais, ce qui est plus grave, la description de la structure de l'organe est tout à fait erronée, ainsi que les figures qui s'y rapportent, figures elles-mêmes très rudimentaires.

(2) Elles ont été, on l'a vu, toujours méconnues par les auteurs en tant qu'organes autonomes, et considérées soit comme résultant de la contraction du tentacule, soit comme des renflements glandulaires.

fréquente chez l'animal vivant, et que nous considérons comme normale, ce qui explique que Legendre (**05**), bien qu'ayant eu l'attention attirée sur cet organe, ne l'ait pas vu sur les individus dont il a étudié la biologie. Il existe certainement partout, mais le grand développement de sa masse musculaire interne montre qu'il doit avoir une grande mobilité, et Meyer et Möbius l'ont en effet décrit comme traînant en arrière, quand l'animal rampe.

Le tentacule cloacal a manifestement pour rôle de surveiller les abords de la fente cloacale, et ses impressions sensorielles sont le point de départ des réflexes qui ferment l'accès de celle-ci.

Si nous suivons maintenant (pl. II, fig. 6) le bord libre des deux lobes du manteau, à partir de la commissure cloacale, le lobe suprapalléal n'y présente aucune caractéristique digne de remarque ; on voit seulement, à quelque distance du fond du sinus cloacal, commencer le repli marginal, qui règne tout le long de son bord libre et embrasse le labre de la coquille. C'est ce repli marginal qui, en avant, s'élargit notablement, comme nous l'avons indiqué plus haut, pour recouvrir une bonne partie de la région antérieure de la coquille.

Au contraire, le lobe infrapalléal présente, nous le savons, une expansion épicochléaire très développée. Elle est réduite, chez les Acères, à sa portion pariétale ; la portion suturale n'existe pas, de façon à laisser libre la fente cloacale.

Cette expansion épicochléaire est formée de deux lames se faisant suite l'une à l'autre : l'une, supérieure (*s. ep*), se recourbant en dessus pour se superposer au labre de la coquille, est celle qui ferme latéralement la fente palléale ; l'autre, inférieure (*i. ep*), se recourbe en dessous pour recouvrir la portion pariétale ventrue du dernier tour de spire. Sur une section transversale l'ensemble aurait l'aspect d'une ancre, dont la verge correspondrait au lobe infrapalléal proprement dit, et les deux bras aux deux lames de l'expansion épicochléaire.

Si l'on suit, en partant de la commissure cloacale, le bord libre du lobe infrapalléal, on le voit constitué, sur une certaine longueur, par une lame simple (*l. ip*), s'amincissant peu à peu à son

bord, qui présente une arête rectiligne; mais celle-ci aboutit bientôt à une dent saillante (*d*), à partir de laquelle commence réellement l'expansion épicochléaire. Il existe, en effet, à partir de cette dent, deux arêtes libres courant d'abord parallèlement l'une à l'autre et séparées seulement par une petite gouttière peu profonde : l'arête inférieure, régulière, se continue, sans aucune différenciation marquante, par le bord libre de la lame inférieure ou pariétale de l'expansion épicochléaire. L'autre, légèrement festonnée, n'est autre que le début du bord libre de la lame supérieure.

Ce dernier, au niveau de l'angle cloacal, présente une forte expansion saillante, due à ce que, en ce point, vient se fusionner avec lui un volumineux repli cutané, en forme d'oreille, développé autour de l'anus (*A*) et constituant la *cheminée anale*.

Le rectum (*J*), en effet, au lieu de se terminer, comme dans les types précédents, assez loin dans l'intérieur de la cavité palléale, se prolonge jusqu'au voisinage du bord libre, et, avant de l'atteindre, se recourbe en arrière, en formant un angle très prononcé, pour venir se terminer près de l'angle cloacal, où se trouve l'anus. C'est autour de cet orifice que se développe la cheminée anale; ce repli forme une sorte de voûte au-dessus de l'orifice anal qui est fort large ; mais il ne le limite que sur les côtés supérieur et interne ; inférieurement, l'anus est limité par le manteau lui-même; enfin, du côté externe, le repli manque tout à fait, et il existe en ce point une forte échancrure ; mais celle-ci est fermée par la lame supérieure de l'expansion épicochléaire, qui, à ce niveau, commence à se redresser vers le haut. Chez *A. soluta*, cette lame se soude même au repli périanal proprement dit, de façon à former un tube complet. Dans tous les cas, il se constitue une véritable cheminée anale, dont l'extrémité peut dépasser légèrement le bord de la coquille, ou plutôt la fente suturale, et qui rejette les excréments, sans leur permettre de pénétrer le moins du monde dans la cavité palléale.

La sortie de l'eau qui a servi à la respiration, et à laquelle se mêlent les produits d'excrétion et les sécrétions des glandes palléales, paraît se faire principalement par le fond du sinus cloacal, au-dessus de la dent à partir de laquelle commence

l'expansion épicochléaire ; au-dessous de cette dent, en effet, les deux lobes du manteau s'affrontent exactement, tandis qu'ils bâillent légèrement au-dessus d'elle.

Après avoir étudié la fente palléale, pénétrons dans la *cavité palléale* elle-même. Celle-ci est vaste et s'étend fort loin dans tous les sens, au-dessus de la masse viscérale. Elle renferme directement dans son plafond les organes ordinaires.

Cœur. — Le *cœur*, placé beaucoup plus à gauche que ne l'indique GUIART dans sa figure schématique de l'organisation d'*Acera bullata* (**00**, pl. VI), est logé dans un très vaste péricarde, dont il n'occupe qu'une faible partie, bien qu'il soit lui-même assez volumineux (fig. X).

L'*oreillette* (*O*), à parois très minces, comme dans tous les Mollusques, fait suite sans séparation bien tranchée à la veine collectrice.

Le *ventricule* (*V*) est très développé, et principalement chez *A. soluta*, où sa taille est vraiment énorme, en comparaison de ce que nous avons vu chez les Tectibranches que nous avons déjà étudiés. L'aorte, qui en part, se divise tout de suite en deux branches : l'*aorte postérieure* (*ao. p*), fort large, pénètre tout de suite dans la masse du foie, qui limite le péricarde en arrière ; l'*aorte antérieure* (*ao. a*) décrit une crosse, en se dirigeant en dessous et à gauche, et vient s'accoler au plancher du péricarde, qu'elle traverse entièrement de gauche à droite, pour se recourber ensuite légèrement en avant.

Au niveau de la crosse, se trouve attachée la volumineuse glande vasculaire sanguine, désignée par les auteurs sous les noms, assez impropres, de *crête de l'aorte*, d'*auricule* (Bergh), etc. C'est un organe en forme de sac aplati (*cr. a*), nettement individualisé, faisant librement saillie dans le péricarde, à côté du ventricule ; en outre de son attache à la crosse de l'aorte, il adhère par un autre de ses bords au plancher du péricarde.

Le *péricarde* lui-même, dont nous avons déjà indiqué la grande étendue, s'étend en hauteur, comme chez le Scaphandre, du plafond au plancher de la cavité palléale, séparant ainsi

dans cette dernière, également comme chez le Scaphandre, un diverticule palléal antérieur ; mais ici le péricarde, infiniment plus développé, s'étend en avant (*pér*) dans le diverticule antérieur, en s'amincissant peu à peu jusqu'au voisinage du muscle columellaire (*m. col*), qui forme en ce point la limite antérieure de la cavité palléale, si bien que presque tout le plafond du diverticule antérieur est occupé par le péricarde. Dans sa disposition générale, le péricarde est d'ailleurs allongé à peu près transversalement de droite à gauche ; mais il est fortement arqué, à concavité postérieure, contourne la base du foie, et s'enfonce même dans le commencement du tortillon.

Branchie (fig. Y). — La branchie des Acères est particulièrement volumineuse. Sa longueur est relativement bien plus considérable que dans les formes voisines ; elle présente, en outre, un plissement de beaucoup supérieur à ce que montrent les autres Bulléens, ce qui augmente d'autant son pouvoir respiratoire, et ce qui, d'autre part, lui donne un aspect assez particulier.

Elle résulte, comme toujours, du plissement d'une lame branchiale, fixée au manteau par une ligne d'attache qui forme l'un de ses bords, tandis que l'autre bord est libre et sans attache. Une pointe branchiale très accentuée (*p. br*) divise ce bord libre en deux parties : une partie postérieure, très longue, le long de laquelle court, comme d'habitude, le canal afférent branchial, et une partie antérieure, beaucoup plus courte, qui, par un trajet arqué, se dirige vers le pilier commissural antérieur et forme le bord libre du mésentériole branchial (*bl. m*). En arrière et à gauche, la lame branchiale, passant par-dessus le rectum, vient s'unir au lobe infrapalléal, entre le rectum et le raphé inférieur.

La portion plissée de cette lame branchiale, qui constitue la *branchie proprement dite*, suit sur presque toute sa longueur le bord afférent postérieur, à partir de la pointe branchiale ; mais cependant, arrivée vers la gauche, la branchie, au lieu de continuer à suivre ce bord postérieur et de se diriger vers le cæcum, s'incurve en avant et constitue une pointe postérieure assez comparable à la pointe postérieure de la branchie du

Scaphandre, mais plus développée et ayant une structure un peu autre.

Ce n'est pas, en définitive, autre chose que l'un des plis primaires qui font saillie à la face inférieure de la branchie, le dernier de ces plis du côté gauche vers la base de la branchie ; mais c'est un pli très profond, et figurant une sorte de poche en gousset aplati (*zp*), s'ouvrant à la face supérieure de la branchie et se couchant parallèlement au manteau au-dessous de la face inférieure du rein. Cette poche se termine à son extrémité par un cul-de-sac en pointe mousse (*cs.p*), qui, vu de la cavité palléale, forme la pointe postérieure libre de la branchie. On y distingue sur les deux faces, mais surtout sur la face inférieure, des plis secondaires parallèles, disposés transversalement et assez serrés.

Dans son ensemble, la branchie est disposée obliquement de gauche à droite et d'arrière en avant, s'arquant seulement à son extrémité pour prendre une direction franchement transversale, vers l'étroite ouverture palléale. Elle se trouve logée, au moins sa partie terminale, dans une très forte dépression creusée sur le plancher de la cavité palléale, en avant du lobe infrapalléal (pl. VIII-IX, fig. 9).

En raison de son incurvation basilaire, cette branchie laisse libre le mésentériole postérieur sur une très grande étendue. Il existe de même un assez large espace entre le bord antérieur de la branchie et la ligne d'attache de la lame branchiale, si bien que le mésentériole s'étend fort loin en arrière du côté du cœur et du rein.

Le plissement de la branchie est, comme nous l'avons dit plus haut, très accentué et très caractéristique. On doit, à cet égard, distinguer dans la branchie deux régions assez nettement distinctes. Du côté de la base de la branchie, c'est-à-dire dans le cul-de-sac postérieur, et aussi un peu en avant de l'entrée de ce cul-de-sac, le plissement est exclusivement transversal. Ce sont de petits plis parallèles, assez serrés les uns contre les autres, divisés en groupes assez inégaux par des plis un peu plus profonds, le tout constituant un ensemble, qu'il est assez difficile de systématiser en plis secondaires ou tertiaires (nous avons plus haut assimilé le cul-de-sac postérieur

tout entier à un pli primaire). Cette région postérieure de la branchie est d'ailleurs assez courte, ne formant guère qu'un cinquième de la longueur totale. Au surplus, sa forme et l'aspect des plissements qu'elle présente varient beaucoup d'un individu à l'autre, et il n'est pas rare de voir de petits groupes de plis peu accentués former des plages irrégulières isolées sur le mésentériole postérieur, mais toujours exclusivement dans le voisinage du cul-de-sac postérieur.

Le reste de la branchie présente une tout autre allure, et on peut y distinguer une dizaine de plis primaires bien individualisés, surtout du côté efférent, tandis qu'ils peuvent, au côté afférent, entrer plus ou moins en coalescence. Ces plis, partant du sinus afférent, s'élèvent de plus en plus jusqu'au bord efférent, où ils atteignent leur plus grande hauteur, pour redescendre ensuite, à peu près verticalement, rejoindre le mésentériole antérieur. Il résulte de là que, considérée dans son ensemble, la branchie présente un bord postérieur très aigu, occupé par le canal afférent, tandis qu'elle forme une crête très saillante, sur chacune des deux faces, au bord le plus antérieur de la branchie. Le versant postérieur de la branchie va en pente douce de cette crête au bord postérieur, tandis que le versant antérieur tombe à pic, ou même est légèrement creusé, de façon que la crête surplombe plus ou moins. De la sorte, si on fait une section transversale de la branchie considérée comme un organe massif, cette section est, comme l'a dit Bergh (**00**, p. 169), triangulaire, à sommet postérieur, correspondant au vaisseau afférent. Mais, bien entendu, nous ne pouvons confirmer le reste de la description de cet auteur, qui décrit la branchie comme bipectinée, et qui, dans une figure d'ailleurs difficile à comprendre, représente des feuillets supérieurs et des feuillets inférieurs comme séparés par un rachis médian, « comme unis, dit-il, à un mince mésentériole médian qui sépare les uns des autres, à la façon d'une cloison, les troncs des deux côtés ». La branchie des Acères n'est bipectinée qu'en apparence ; elle est, comme chez tous les Bulléens, le résultat du plissement d'une lame branchiale.

Si nous considérons chaque pli primaire isolément, on voit qu'il présente à son tour un plissement secondaire très accen-

tué, qui détermine une série de lobes sur toute la surface.

Les lobes voisins de la crête antérieure, au nombre de 3 à 5, sont disposés côte à côte en éventail. Sur les côtés, au contraire, ils ont une tendance à se redresser et à devenir perpendiculaires au pli primaire, comme le sont les folioles latérales d'une feuille pennée. A son tour, chacun de ces lobes secondaires est décomposé en un grand nombre de petits plis tertiaires parallèles et serrés les uns contre les autres comme les feuillets d'un livre.

La *vascularisation de la branchie* présente des caractères

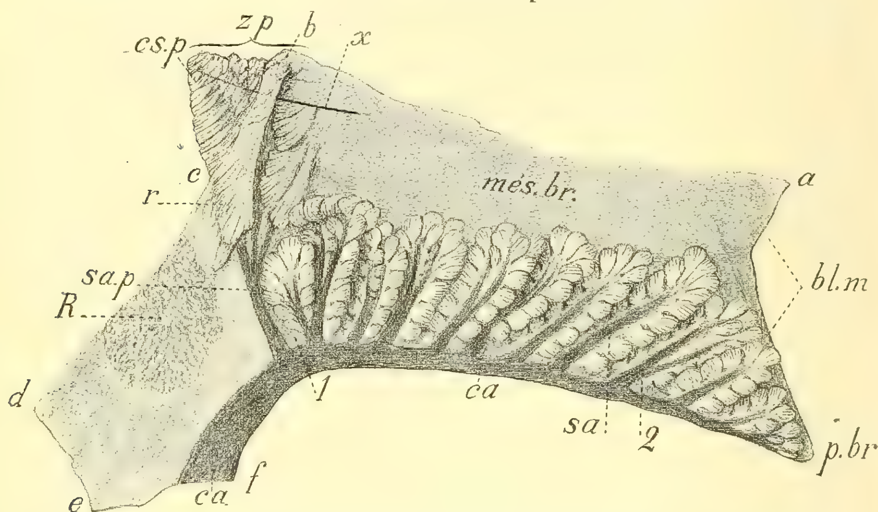


Fig. Y. — *Acera soluta*. — Branchie : — *a*, *b*, *c*, *d*, ligne d'attache de la lame branchiale au lobe suprapalléal ; *d*, *e*, passage de la lame branchiale de l'un des lobes à l'autre du manteau ; *e*, *f*, attache au lobe infrapalléal ; *cs.p*, cul-de-sac postérieu- de la branchie (pour le former, la lame branchiale attachée au manteau en *bc*, après s'en être détachée pour se porter en avant (en *r*) revient brusquement en arrièrer et en dessous jusqu'en *cs.p* ; la soie *x* est enfoncée dans ce cul-de-sac et montre par des différences de visibilité, le nombre des épaisseurs sous lesquelles elle est cachée) ; *zp*, portion postérieure de la branchie n'ayant qu'un plissement transversal ; *més. br*, mésentériole branchial antérieur ; *bl. m*, son bord libre ; *p. br*, pointe branchiale ; *ca*, canal afférent principal ; *sa.p*, canaux afférents secondaires destinés à la portion postérieure de la branchie ; *sa*, canaux afférents secondaires destinés aux plis primaires ; *1*, premier pli primaire avec canal afférent ramifié ; *2*, plis primaires coalescents à la base, montrant leurs canaux afférents également coalescents ; *R*, portion du rein pénétrant dans le mésentériole branchial postérieur (× 6).

semblables à ceux que nous a montrés le Scaphandre : voies afférentes canaliformes, nettement endiguées ; voies efférentes lacunaires, sans apparence de canaux. Le canal afférent (*ca*) part du sinus périrectal, et on le voit constitué à son origine,

comme l'a exactement figuré Bergh (*loc. cit.*, pl. XVII, fig. 1), par plusieurs racines qui convergent de façon à former par leur réunion le canal afférent lui-même (pl. II, fig. 4, *sbb*). A quelque distance de son origine, il donne quelques branches, très variables suivant les individus, destinées à la région postérieure (fig. Y, *sa. p*). Ces branches traversent le mésentériole pour atteindre le cul-de-sac postérieur, qui est assez éloigné du canal afférent : on peut y suivre leur trajet, qui est aussi net que celui d'une véritable artère. Quant aux plis primaires de la région antérieure, nous savons qu'ils partent du bord afférent lui-même; chacun d'eux reçoit du canal afférent une très large branche (*sa*), qui se prolonge assez longtemps sur l'arête saillante du pli et ne se ramifie d'une façon sensible qu'à son extrémité, pour donner des branches en éventail, suivant les plis terminaux; en face de chaque pli latéral, le canal principal forme une très courte branche, à peine indiquée, car elle se résout immédiatement en les lacunes qui courent dans l'épaisseur des petits plis tertiaires. Quand deux plis primaires sont, comme il arrive assez souvent, coalescents à leur base, les canaux correspondants sont fusionnés, pour ne se séparer qu'à quelque distance de leur origine (2), en même temps que les plis secondaires auxquels ils sont destinés.

Du côté efférent, nous ne trouvons rien de semblable ; la circulation y est exclusivement lacunaire, et on ne voit dans le mésentériole antérieur aucune trace de cavité canaliforme.

Rein. — Le rein (fig. X, *R*) est, comme d'habitude, placé tout entier dans le plafond de la cavité palléale, où il occupe sa position habituelle, c'est-à-dire l'espace compris entre le péricarde et la ligne d'attache de la branchie au manteau. Mais il présente aussi un développement exceptionnel, et, continuant à s'insinuer entre les deux lames du manteau, il dépasse notablement ses limites ordinaires. En arrière notamment, il dépasse la ligne d'attache de la branchie et s'étend aussi bien dans le plafond de la cavité palléale à la naissance du cæcum, que dans le mésentériole postérieur de la branchie (fig. Y, *R*), et même au-dessus de la naissance du tortillon. D'ailleurs ces prolongements postérieurs sont peu éten-

dus : ils sont d'une extrême minceur, et se présentent comme formés de lobes, eux-mêmes subdivisés en lobules ayant un aspect flabelliforme assez élégant.

L'extension du rein en avant est autrement considérable. Il déborde en effet dans le plafond du péricarde, de façon à recouvrir presque complètement la place où se trouve le cœur, ne laissant visible que la moitié tout à fait antérieure de la cavité péricardique. Il se continue en outre en avant du péricarde, et au delà de la portion antérieure de la ligne d'attache de la branchie, de façon à s'étaler dans la presque totalité du plafond du diverticule antérieur. Sa limite antérieure suit la limite antérieure de la cavité palléale elle-même. Il ne nous a pas paru que son extension dépassât celle-ci, et que le rein débordât sur le plancher de la cavité palléale.

L'*orifice rénal* occupe sa place habituelle, à la partie postérieure de l'organe, près de la base de la branchie et en arrière de celle-ci. Il a été représenté exactement par Aug. Köhler (**94**, pl. 4, fig. 61), dont la figure, très schématisée, n'est pas tout à fait conforme, pour le reste, à ce que nous avons vu nous-mêmes.

Cæcum palléal. — Il existe un cæcum palléal bien développé, et il est difficile de s'expliquer que son existence ait passé inaperçue par tous les auteurs, assez nombreux, qui ont étudié l'anatomie des Acères. Il est de fait qu'aucun ne l'a mentionné ; mais cela s'explique par cette particularité que le cæcum des Acères, au lieu d'être libre et bien manifeste, comme dans les types précédents, est complètement soudé à la masse viscérale, et s'enroule avec elle, mais sans s'en détacher en aucun point. Cette disposition est absolument spéciale aux Acères, et c'est pour la caractériser que nous avons proposé l'expression de *cæcum adhérent* (Voy. p. 15, et *C. R. Ac. Sc.*, 5 avril 1909).

Chez l'*Acera bullata*, bien qu'ayant une assez grande longueur (pl. II, fig. 5), il ne va pas jusqu'au bout de la masse viscérale, et s'arrête à environ un tour et demi de l'extrémité du tortillon ; mais chez *A. soluta*, on peut le suivre sans difficulté jusqu'au sommet de celui-ci (pl. VIII-IX, fig. 9).

Sa base (*e Cp*) est assez large; son bord antérieur continue très sensiblement la ligne d'attache de la branchie au manteau, tandis que son bord postérieur continue le pli sutural; il se rétrécit d'ailleurs assez rapidement et garde ensuite sur sa plus grande longueur ce calibre réduit, pour se terminer enfin assez brusquement. Le rectum longe le cæcúm sur une très grande longueur, et on peut le suivre très bien, appliqué contre sa paroi antérieure.

A l'intérieur du cæcum, et d'un bout à l'autre de celui-ci, courent les deux *raphés palléaux* (pl. II, fig. 5, *rs*, *ri*), qui présentent les caractères ordinaires. Ils sont surmontés, comme chez Scaphandre, d'une large bande ciliée.

Le *raphé inférieur* est, comme d'habitude, creusé d'un assez volumineux sinus sanguin, qui, tout le long du cæcum palléal, est étroitement accolé au rectum et forme avec lui un assez volumineux bourrelet saillant, la bande ciliée recouvrant même le bord postérieur du rectum.

Vers l'entrée du cæcum, le raphé se sépare du rectum (pl. VIII-IX, fig. 9), pour laisser place à l'insertion du mésentériole branchial postérieur et du sinus branchial afférent, et, à partir de là, le raphé inférieur court parallèlement au rectum, sous la forme d'une bandelette large et mince, couchée sur ce dernier, mais séparée de lui par une gouttière profonde; elle le rejoint de nouveau un peu plus loin, avant sa terminaison.

Vers le bord libre du manteau, la bande ciliée du raphé inférieur s'arrête au niveau du coude brusque que fait le rectum pour se rendre à la cheminée anale (pl. II, fig. 6); elle ne présente elle-même aucun changement de direction et se termine par une extrémité arrondie nettement arrêtée.

De cette extrémité part une petite ligne granuleuse, visible à l'œil nu, qui se dirige en arrière vers la base du repli périanal; là, elle se continue par une plage élargie de même aspect (*x*), plage triangulaire limitée : 1° par le bord du repli périanal; 2° par le bord libre de la lame supérieure de l'expansion épicochléaire ; 3° par une ligne aboutissant à la dent qui marque le commencement de cette expansion.

Empiétant un peu sur la description histologique que nous

aborderons tout à l'heure, nous pouvons dire tout de suite que cette plage est marquée par la présence d'un très grand nombre de glandules unicellulaires, dont le corps est sous-épithélial et se prolonge par un canal tortueux, venant s'ouvrir à la surface, après s'être renflé, dans l'épithélium même, en une petite vésicule ovoïde (pl. VIII-IX, fig. 22). Ces glandules appartiennent au type de celles que nous avons trouvées en si grand nombre sur tout le bord libre du manteau d'Actéon. Corps et canal sont bourrés d'une sécrétion très granuleuse et tout à fait opaque, au point de masquer presque complètement le noyau.

Le *raphé supérieur* est peu saillant ; il n'est guère marqué que par sa bande épithéliale, qui, comme sa congénère inférieure, est fortement différenciée et limitée de la façon la plus nette. Cette bande va, sans changer de direction, jusqu'au voisinage du bord libre, où elle s'arrête au même niveau que celle du raphé inférieur, par une extrémité légèrement élargie en spatule (pl. II, fig. 4, *rs*).

Structure histologique des organes palléaux d'Acère.

Épithélium palléal. — L'épithélium général du manteau est constitué de cellules plus ou moins cubiques, de dimensions d'ailleurs assez variées, et formant une couche fort régulière. Leur épaisseur, très faible, varie de 2μ,5 à 5μ. Çà et là, mais en très faible quantité, se voient des cellules caliciformes ordinaires, plus ou moins larges ou étroites. Ce revêtement épithélial est très pauvre en cils vibratiles, cependant il existe de place en place quelques cellules ciliées, très clairsemées, comme cela est la règle chez tous les Tectibranches. En approchant du bord libre, ces éléments vibratiles deviennent plus nombreux, et le bord même du manteau, sur sa face inférieure du moins, devient nettement et presque uniformément vibratile.

Repli et bourrelet marginal (pl. VIII-IX, fig. 12-14). — Le *repli marginal*, qui, recourbé vers l'extérieur, forme, avec le manteau, la gouttière marginale, où se loge la marge extrême

du périostracum, est, nous l'avons vu plus haut, développé de façon très inégale. Très étroit et formant une saillie à peine sensible en arrière, il s'élargit au contraire en avant, de façon à recouvrir une partie appréciable de la coquille. L'épithélium externe du repli marginal fait suite au revêtement palléal et en présente les caractères, mais avec des variations suivant la région du repli considérée.

A la naissance du repli, se continue naturellement l'épithélium cilié qui couvre le bord libre du manteau ; mais en s'éloignant du bord libre, vers la marge du repli marginal, les cils deviennent moins abondants et cessent de former un revêtement régulier ; ils finissent même par disparaître, mais les cellules conservent un plateau extrêmement net, et, de plus, elles sont plus hautes et mieux séparées, avec un protoplasme plus dense que celles du revêtement général de la cavité palléale. On y rencontre encore quelques cellules mucipares, mais aussi des cellules glandulaires profondes, à long col (fig. 11, *rm*), qui viennent s'ouvrir à la surface libre, et qui sont identiques aux cellules que nous avons figurées déjà chez Actéon. Leur corps, logé dans l'épaisseur du repli marginal, au sein du tissu conjonctif, est globuleux, avec un fort noyau, et leur contenu, aussi bien dans le corps que dans le col, présente un aspect spumeux très caractéristique. Ces cellules, dans le repli marginal, atteignent une assez grande longueur : l'une d'elles, prise pour exemple, avait un corps de 13μ,7 de diamètre, un col de 56 μ, dont 8 μ pour la partie intraépithéliale. Ces cellules, assez espacées d'ailleurs, peuvent s'ouvrir sur un point quelconque de la surface externe du repli et aussi sur le bord libre du manteau. Elles manquent, au contraire, sur l'autre face du repli.

Sur cette dernière, qui est appliquée à la face externe de la coquille, les cellules sont bien différentes : leur plateau a presque disparu, leur protoplasme se colore très peu aux réactifs, la membrane est difficile à mettre en évidence ; en un mot, tous les caractères révèlent une très faible différenciation. Sur l'autre face de la gouttière marginale, qui double la face interne de la coquille et appartient à la face externe du manteau, à quelque distance du fond de la gouttière, se trou-

vent d'autres cellules fort différentes, qui se continuent avec le *bourrelet marginal.*

Chez les Acères, ce bourrelet est fort développé et ne présente pas moins de $0^{mm},6$ mesuré au niveau de la pointe libre de la branchie. Il est, dans son ensemble, formé de cellules qui sont toutes de la même sorte (fig. 14, *bm*). Dans la région moyenne du bourrelet, elles n'atteignent pas moins de 25 μ de hauteur. Leur noyau est volumineux, ovoïde, clair, avec un nucléole toujours constant; il est placé au tiers inférieur de l'élément, et occupe quelquefois plus de la moitié de la hauteur de la cellule. Le protoplasme est creusé de grosses vacuoles (*a*), à parois peu distinctes, qui sont superposées pour la plupart au-dessus du noyau, en un seul groupe irrégulier, inégalement allongé suivant les cellules. Le plus souvent elles sont disposées en une seule file, d'autres fois il en existe deux ou plusieurs côte à côte sur le même niveau. Fréquemment une ou deux vacuoles se trouvent placées au-dessous du noyau. Le protoplasme de ces éléments est très fortement fibrillaire dans la région inférieure de la cellule, qui apparaît ainsi fortement striée dans le sens de la longueur, entre la membrane basilaire et la région vacuolaire. La striation se continue d'ailleurs sur les parois latérales, tout autour de la région axiale occupée par les vacuoles. Un plateau très net termine la cellule, mais, bien entendu, sans cils vibratiles.

Du côté interne, la bandelette s'arrête brusquement par une ligne abrupte (fig. 13), et les cellules passent presque immédiatement à l'épithélium sous-cochléaire, qui est extrêmement simple, et formé de cellules vacuolaires, toutes semblables et fort basses, puisque leur hauteur n'atteint pas plus de $2\mu,7$.

Du côté extérieur, la bandelette s'amincit beaucoup plus graduellement, et ce n'est qu'assez lentement que les cellules s'abaissent jusqu'à n'avoir que la hauteur de 8 μ, qu'elles conservent sensiblement jusqu'au fond de la gouttière marginale.

A la taille près, ces cellules (*b*, *c*) conservent le même caractère que celles du bourrelet; mais les vacuoles y sont naturellement moins nombreuses et peuvent même manquer tout à fait. Elles montrent alors avec la plus grande évidence la structure

fibrillaire de leur protoplasme, structure qui s'étend, au moins dans ces éléments, et vraisemblablement dans tous, sur toute la hauteur de la cellule.

Tout à fait à la marge du bourrelet, tout contre le fond de la gouttière marginale, mais non sur ce fond même, se trouve, sur les coupes, une volumineuse cellule (*gl*), de forme arrondie, presque sphérique, ayant au moins 30 μ de diamètre. Le noyau en est énorme, d'environ 20 μ de longueur; il a une structure réticulée extrêmement nette, montrant un fin réticulum de linine, avec de petits caryosomes interposés surtout aux nœuds du réseau. Un beau nucléole, entouré d'une zone foncée, existe toujours au milieu du noyau.

Le protoplasme de cette cellule glandulaire est assez compact, surtout dans sa partie basilaire; il devient plus spongieux vers la surface externe, et prend les caractères du protoplasme des cellules glandulaires ordinaires, mais la cellule conserve à sa surface un plateau assez nettement caractérisé.

Ces volumineuses cellules, qui doivent, d'après leur situation, jouer un rôle dans la formation du périostracum, si développé chez les Acères, sont disposées sur une seule file, parallèle au fond du repli marginal : chaque coupe transversale en intéresse une et une seule.

Au sein même du bourrelet, mais plus fréquemment dans la zone amincie externe, on observe, de place en place, des cellules glandulaires isolées (*e*), à noyau basilaire volumineux, ayant à peu près 10 μ de diamètre, et avec un très gros nucléole : certaines de ces cellules sont plus basses que les cellules voisines et cachées au milieu de leur base ; d'autres atteignent la surface libre de l'épithélium, elles contiennent alors une vacuole qu'on voit quelquefois prête à sortir. Ces éléments, surtout par les dimensions et la structure de leur noyau, ne sont pas sans analogie avec les grosses cellules unisériées dont nous venons de parler.

Le tissu musculo-conjonctif, au-dessous du bourrelet, est constitué par une substance interstitielle massive, se colorant faiblement aux réactifs, et parcourue par des fibres musculaires et des fibrilles conjonctives. Bien que creusée de petites lacunes, localisées surtout au-dessous de l'épithélium, ce tissu

compact (fig. 11 et 13, *m*) tranche tout à fait avec le tissu lacunaire qui forme partout ailleurs l'épaisseur même du manteau, et, même à un très faible grossissement, la place du bourrelet marginal se marque de prime abord, dans une coupe transversale, par le développement de ce massif, comme le représentent bien les figures.

Les fibres musculaires qui traversent cette zone de tissu conjonctif dense sont très peu serrées, assez distantes les unes des autres, et sont assez nettement orientées parallèlement entre elles. Elles sont, à partir de l'épithélium externe, dirigées obliquement vers le bas et vers le bord libre ; elles servent à fixer le manteau à la lamelle en voie de formation, par laquelle s'accroît la coquille et qui forme son bord extrême.

En outre, immédiatement au-dessous de l'épithélium du bourrelet, existent de très nombreuses fibres musculaires, très petites et très serrées, pour la plupart parallèles au bord du manteau.

Éléments glandulaires du manteau : glandes de Blochmann. — Indépendamment des petites cellules mucipares incluses çà et là dans l'épithélium général du manteau, et dont il a été parlé plus haut, il n'existe comme éléments glandulaires différenciés que des *glandes de Blochmann.*

Ces glandes ne sont en aucun endroit contiguës les unes aux autres, et, pas plus que chez Scaphandre, il ne saurait être question d'une glande à mucus différenciée, comme il en existe chez Actéon et chez les Prosobranches. Toutefois les glandes de Blochmann se localisent en des régions déterminées, si bien qu'à défaut de glande à mucus, il peut être parlé de *régions glandulaires.* Celles-ci peuvent se discerner facilement à un simple examen superficiel, parce que le manteau s'y épaissit (pl. VIII-IX, fig. 11), devient plus opaque et prend une couleur blanchâtre.

Les régions glandulaires sont, à très peu de chose près, analogues à ce que nous avons vu chez Scaphandre : la plus importante forme une bande parallèle au bord du manteau, mais à limites partout indécises. Cette bande se continue en avant au delà du pilier commissural antérieur, dans la gouttière

palléale. En arrière, au niveau du raphé supérieur, la traînée s'infléchit à angle droit, et suit parallèlement le raphé (pl. II, fig. 4, *B*), en remontant très loin vers le cæcum; les glandes manquent entièrement dans la portion du manteau qui est superposée à la branchie. Au delà du raphé, les glandes en question se retrouvent, mais en nombre beaucoup moindre : elles sont espacées, ne sont visibles qu'au microscope ou à une forte loupe, et ne donnent pas à cette région l'aspect particulier qui se voit si facilement dans la région antérieure. Elles sont au moins aussi rares sur le lobe infrapalléal.

Même dans les endroits où elles sont le plus serrées, ces glandes sont relativement peu nombreuses, beaucoup moins qu'elles ne le sont chez Scaphandre (comparer les figures 1 de la pl. VII, et 11 de la pl. VIII-IX), et sont toujours séparées par un espace plus ou moins grand, occupé par le tissu conjonctif lacunaire qui forme à peu près exclusivement l'épaisseur du manteau. Elles sont du reste très irrégulièrement réparties.

Les glandes de Blochmann des Acères sont assez différentes de celles des Scaphandres et se rapprochent davantage de celles que Mazzarelli a décrites chez les Aplysies. Elles comprennent comme toujours (pl. VIII-IX, fig. 12), une *cellule glandulaire* unique, entourée d'un *calice* musculo-conjonctif, et un *canal* tapissé par une couche continue d'épithélium.

Les *cellules glandulaires* sont volumineuses; elles sont tantôt plus ou moins sphériques, tantôt allongées dans la direction de l'axe du canal. Elles peuvent être enfoncées plus ou moins dans l'épaisseur du manteau; mais la plupart sont tout à fait superficielles, et beaucoup même sont appliquées directement contre la lame interne du manteau, et couchées le long de cette lame, au-dessous de la membrane basilaire.

Parmi ces cellules, les unes sont à peu près vides de leur contenu; les autres sont, au contraire, remplies par le protoplasme et le liquide sécrété ; ces dernières sont presque toujours notablement plus petites et beaucoup moins nombreuses, comme on peut facilement le constater en examinant par transparence un fragment du manteau, éclairci par l'huile de cèdre. Les grandes cellules vides ont en moyenne 350 μ de longueur; l'une d'elles, que nous avons mesurée en raison

de sa grande taille, avait 760 μ de long sur 480 μ de large. Les cellules vides conservent tout de même une couche pariétale très mince de protoplasme (pl. VIII-IX, fig. 12), et, ce qui est très caractéristique et, à notre avis, très important, on y rencontre constamment un beau noyau (*N*), bien formé, nucléolé, à structure bien visible, pouvant atteindre ou même dépasser 70 μ, et ne présentant aucune trace de dégénérescence. Nous devons donc formuler, pour les glandes de Blochmann d'Acère, les mêmes conclusions que pour celles de Scaphandre : on ne peut à aucun degré les considérer comme des éléments frappés de déchéance, après leur acte sécrétoire ; ce sont simplement des éléments qui viennent de fonctionner activement, et le grand nombre de ces éléments vides s'explique par les réactions fort vives qu'ont dû déterminer, de la part du Mollusque, les manipulations qu'on lui a fait subir pour le capturer et le fixer. Si l'animal avait été abandonné à lui même, il est vraisemblable que ces cellules, avec leur noyau si bien conservé, auraient pu de nouveau fonctionner et produire une nouvelle quantité de mucus.

Les cellules pleines n'ont guère que 160 μ en moyenne ; la plus grande que nous ayons observée avait cependant 445 μ de long et 165 μ de large ; il y a donc des variations de dimension très étendues, qui montrent qu'on a ici affaire, non pas à deux sortes d'éléments différents, mais bien à la même sorte, sans doute, à des âges, ou plutôt à des stades de fonctionnement distincts.

Le contenu des cellules est formé entièrement, du moins en apparence, d'un mucus granuleux, se colorant fortement en rouge aux réactifs, et semblable à lui-même dans tous les points de l'intérieur de la cellule. On ne peut y distinguer, comme nous avons pu le faire ailleurs, une zone pariétale occupée par le protoplasme et une vacuole centrale remplie par le liquide sécrété, ou du moins la couche pariétale est si mince qu'elle est tout à fait indistincte.

Appliqué contre la paroi, se trouve le noyau, tout à fait semblable à celui des cellules vides, et qui tranche à première vue, par la coloration violette que lui donne l'hématoxyline, avec le mucus rougi par l'éosine.

Le *calice musculaire* (fig. 12, *cm*) est formé d'éléments musculaires et conjonctifs, très serrés les uns contre les autres, et difficiles à discerner sur les coupes ; mais on les voit assez distinctement sur les coupes tangentielles. Le calice ainsi formé a une épaisseur très faible, qui ne dépasse guère 1 ou 2 μ.

Le *canal* de la glande (*c*) a une longueur qui varie, bien entendu, suivant la profondeur où se trouve placée la cellule glandulaire. Il a en moyenne de 40 à 70 μ de long ; il est tapissé de cellules épithéliales formant un revêtement continu, mais excessivement petites ; leur hauteur n'est guère que de 2 μ, 5. Elles sont donc bien différentes de ce que nous a montré le Scaphandre et se rapprochent plus des glandes d'Aplysie.

Glande de Bohadsch. — Nous sommes amenés à parler ici d'un organe glandulaire qui ne fait pas, à proprement parler, partie des organes palléaux, mais qui, d'une part, n'a jamais été décrit (1) chez les Acères, bien qu'il présente cependant une importance considérable, à la fois au point de vue physiologique et au point de vue systématique. D'autre part, cette glande, bien que située au dehors de la cavité palléale, dépend physiologiquement de cette dernière, dont elle défend l'entrée, et se rattache par ses caractères anatomiques aux glandes de Blochmann que nous venons d'étudier. Elle rentre donc, à très juste titre, dans le cadre de notre travail.

(1) Nous avions cru, dans la note parue aux *C. R. Acad. des Sc.*, du 18 juillet 1910, pouvoir revendiquer la priorité de l'identification de cette glande chez les Acères. Bien que Mazzarelli (**93**) ait le premier attiré l'attention sur les relations étroites des Acères et des Aplysies, il n'avait, en effet, certainement pas vu la glande de Bohadsch chez les premiers de ces Mollusques, car il ne la mentionne pas parmi les caractères qui établissent la réalité de ces relations. Mais il semble qu'un nouvel examen lui ait fait reconnaître cette glande ; dans un court mémoire, qui par son titre ne nous avait pas paru tout d'abord se rapporter directement à l'étude que nous poursuivions et que nous n'avons lu qu'après la rédaction du présent mémoire : *Note biologiche sugli Opistobranchi del golfo di Napoli* (**02**), on lit en effet à propos d'*Acera bullata* : « Irritata,... emette... un liquido biancastro, segregato in parte... delle glandule del mantello, e della glandola ipobranchiale (glandola del Bohadsch) ». Un point reste toutefois pour nous obscur et nous a fait écrire plus haut une phrase un peu dubitative, c'est que Mazzarelli appelle cette glande des Acères « glande hypobranchiale ». Or, il a insisté spécialement, et à juste titre, dans son mémoire sur la glande de Bohadsch des Aplysies (**91**), sur la nature pédieuse de celle-ci. La glande de Bohadsch des Acères est, elle aussi, sans conteste en dehors de la cavité palléale et n'a aucun rapport avec la glande hypobranchiale, qui pour tout le monde est une glande palléale.

Cette glande est de tout point homologue à l'organe des Aplysies que Mazzarelli (**91**) a désigné sous le nom de *glande de Bohadsch*, et dont il a fait, au point de vue anatomique et physiologique, une étude très soignée. Sa présence dans les Acères est très importante, venant à l'appui du rapprochement de ces Mollusques et des Aplysies, rapprochement que suggèrent divers autres traits de leur organisation.

La glande de Bohadsch existe aussi bien chez *A. soluta* que chez *A. bullata*; elle présente dans les deux espèces les mêmes caractères; nous l'étudierons tout spécialement dans cette dernière.

Elle est située immédiatement au-dessous de la cheminée vulvaire, par conséquent sur le côté droit du corps, au niveau même de l'orifice d'entrée de la cavité palléale, mais au-dessous et en avant de ce dernier. Sur l'animal vivant, elle est recouverte par la parapodie droite, et se trouve ainsi logée dans le canal déterminé par cette dernière et par la paroi du corps, canal qui conduit l'eau à la cavité palléale.

Sa place est indiquée extérieurement par une traînée blanchâtre, ayant à peu près 6 millimètres de longueur, et qui se montre, à une forte loupe, comme due à la juxtaposition de petits orifices extrêmement rapprochés, laissant exsuder une sécrétion blanchâtre. La traînée est très amincie en avant, où elle devient tout à fait linéaire, les orifices y étant disposés sur une seule rangée; en arrière, elle se dilate, mais sans que sa largeur y dépasse 1 millimètre. La disposition est d'ailleurs assez variable, et la traînée peut même être dissociée en plusieurs taches placées les unes derrière les autres. La glande est insérée juste à la jonction de la parapodie et du pied; elle est en dehors du bourrelet qui prolonge, sur le plancher de la cavité palléale, le lobe infrapalléal; elle est donc manifestement extérieure par rapport à cette cavité; Mazzarelli a d'ailleurs montré qu'elle était chez les Aplysies constamment innervée par le ganglion pédieux et par conséquent qu'elle appartenait réellement au pied. Elle se termine en avant au niveau de l'extrémité de la cheminée vulvaire, et se prolonge en arrière jusqu'au voisinage du pilier commissural antérieur de la fente palléale.

Si on coupe le tégument tout autour de la glande et qu'on

détache le fragment ainsi délimité (fig. Z), on voit, attachés au-dessous du tégument, un grand nombre de boyaux séparés (*gl*) qui sont autant de boyaux glandulaires. Leur nombre est très variable ; nous en avons compté vingt-cinq sur un spécimen, mais il y en avait beaucoup plus dans un autre. Leur extrémité est libre dans la cavité du pied, au moins dans la partie antérieure de la glande. En arrière, les boyaux glandulaires sont en relation avec les volumineux faisceaux musculaires du pied, qui, à ce niveau ne forment pas une masse compacte, mais constituent de volumineuses travées entre-croisées en tous sens, et laissant entre elles de larges mailles, où s'insinuent les boyaux de la glande.

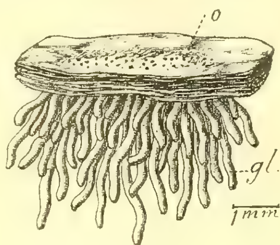


Fig. Z. — *Acera bullata*. — Glande de Bohadsch : — *gl*, boyaux glandulaires ; *o*, orifices (× 6).

C'est du reste la même disposition que présente la glande de Bohadsch des Aplysies, et, comme Mazzarelli n'a donné que des figures assez rudimentaires de celle-ci, il nous a semblé intéressant de représenter la glande d'*Aplysia depilans* d'après une photographie directe d'une de nos préparations (pl. VIII-IX, fig. 8).

Chacun des boyaux glandulaires (fig. Φ) est constitué par une cellule unique, cellule gigantesque, puisque ces boyaux n'ont pas moins de 2 à 5 millimètres de longueur sur une largeur de 0^{mm},3 à 0^{mm},4. Ces cellules se prêtent fort bien à l'observation directe : il suffit d'en détacher une du tégument avec de fins ciseaux, et de la porter sous le microscope, pour pouvoir l'étudier par transparence. Le contenu de la cellule est en général coloré, transparent, homogène, présentant seulement, sur les coupes, aux plus forts grossissements, un réticulum semblable dans tous les points de la cellule.

Chaque boyau possède, à peu près sur le milieu de sa longueur, un beau noyau (N) à structure très évidente, au milieu d'un très petit amas de protoplasme ; c'est le seul point où ce dernier soit bien apparent, le reste de la cellule ne contenant guère que du mucus élaboré. Ce dernier, tantôt blanchâtre, tantôt d'un noir violacé, tantôt d'un vert assez

foncé, est, comme tous les mucus, extrêmement avide d'eau, et se gonfle énormément quand on l'humecte. Sur les préparations alcooliques, la cellule est aplatie, fortement ratatinée, et a un aspect fort irrégulier. Elle reprend sa forme quand on la met quelque temps dans l'eau, et finit par éclater si son immersion se prolonge. Cette action de l'eau rend assez difficile le traitement des coupes, qui, par les manipulations successives nécessitées par le collage, les colorations, la déshydradation, se recroquevillent extraordinairement sur elles-mêmes, et finissent par se détacher, si on ne prend pas des précautions suffisantes.



Fig. Φ. — *Acera bullata.* — Boyau glandulaire de la glande de Bohadsch : — *ep*, épithélium du revêtement extérieur ; *c*, col ; *o*, son orifice ; *N*, noyau de la cellule glandulaire ; *tr*, trabécules unissant les boyaux glandulaires : *n*, leurs noyaux (×10).

Tout autour de la cellule glandulaire est une très mince *gaine musculo-conjonctive*, lui formant une enveloppe continue, et dont les fibres sont à peu près toutes disposées circulairement, ce qui donne à la paroi de la cellule vue *in toto*, à un grossissement moyen, un aspect strié très évident ; ce sont les contractions de ces fibres qui déterminent les étranglements temporaires que présentent lesdites cellules.

A cette enveloppe musculo-conjonctive se rattachent des trabécules conjonctives très fines (*tr*), sur lesquelles se voient de très beaux noyaux, à granulations chromatiques très distinctes, dont on retrouve d'ailleurs les analogues (*n*) sur la paroi même de l'enveloppe de la cellule glandulaire. Les trabécules vont d'une cellule aux cellules voisines, ou même, traversant l'espace sanguin qui loge la glande de Bohadsch, vont se rattacher à la paroi voisine du corps. Mais ces trabécules sont très peu nombreuses et très espacées, et laissent les boyaux relativement libres.

Les cellules de Bohadsch sont en relation avec l'extérieur par un canal tapissé par un revêtement épithélial (pl. VIII-IX, fig. 21). Ce canal est très court, la cellule glandulaire se terminant au niveau même du tégument, si bien que le canal ne fait que traverser ce dernier, derme et épithélium. Il a en moyenne 100 μ de longueur; l'épithélium du canal est formé de cellules très petites, n'ayant pas plus de 10 μ de hauteur, et dont la structure ne présente rien de particulier.

Enfin l'épithélium du revêtement externe (*ep*), dans la région où viennent déboucher les cellules de la glande de Bohadsch, est différencié par rapport à l'épithélium environnant. Les cellules en sont notablement plus élevées (de 30 à 40 μ de hauteur), avec un noyau basilaire, et présentent un fort revêtement de cils vibratiles.

L'étude qui précède montre l'analogie profonde de structure qui existe entre les glandules de Bohadsch et les glandes de Blochmann, comme cela s'observe aussi chez les Aplysies, et cette ressemblance est d'autant plus curieuse que la glande de Bohadsch est, comme nous l'avons dit, non pas une glande palléale, mais bien une dépendance du pied.

Leur rôle, d'ailleurs, est identique et les observations de MAZZARELLI sur les Aplysies doivent s'étendre aux Acères. Ce sont, les unes et les autres, des glandes de défense, protégeant la cavité palléale contre l'intrusion d'animaux étrangers.

La structure histologique du **rein** et celle de la **branchie** sont tout à fait conformes à ce que nous avons vu dans les types précédemment décrits de Bulléens, et nous avons cru, afin d'éviter des redites inutiles, pouvoir ne pas insister ici à leur sujet.

Histologie des raphés. — Les formations épithéliales qui surmontent les deux raphés présentant des caractères identiques, nous pouvons les étudier en même temps, mais nous prendrons surtout en considération le raphé supérieur.

La bande ciliée, qui en est la partie la plus caractéristique, est, nous l'avons dit, assez large ; elle a en moyenne $2^{mm},75$. Elle est formée de cellules toutes semblables, mais assez fortement différenciées. Ces cellules (pl. VIII-IX, fig. 15) sont

cubiques et ont 16 μ de haut sur 18 μ de large. Elles portent toutes de très longs cils, qui ont jusqu'à 55 μ de long, soit près de trois fois et demie la hauteur de la cellule.

Ces cils ne s'insèrent pas sur toute la surface libre de la cellule, mais seulement sur une petite plage occupant sensiblement le centre de cette surface et n'ayant que 5 μ de diamètre, soit le tiers du diamètre de la surface totale.

Les cils (*cv*) sont bien distincts à leur naissance, mais ils ne tardent pas à s'agglutiner les uns aux autres de façon à former des flammes vibratiles (*fl*) assez épaisses ; ces flammes forment, pour chaque cellule, un faisceau bien individualisé et nettement séparé en général, en raison du mode d'insertion des cils, des faisceaux appartenant aux cellules voisines. Dans chaque faisceau, le nombre des flammes est assez restreint, et, bien qu'il y ait à cet égard des variations, on peut admettre que 10 est pour ce nombre un maximum rarement atteint.

Sur certains points de la préparation où le faisceau est coupé transversalement, la section transversale des flammes montre un contour extrêmement irrégulier, dû à ce que l'agglutination des cils se fait sans aucune règle ; pourtant les flammes ont à peu près toutes le même calibre et sont, par conséquent, formées sensiblement du même nombre de cils.

Les cils, séparés à la base de la flamme, traversent individuellement le plateau et pénètrent dans le protoplasme, en y formant, par leur ensemble, un faisceau radiculaire (*fr*) d'une grande netteté ; on peut le suivre jusque bien au-dessous du noyau, presque jusqu'à la base même de la cellule. La partie inférieure du faisceau, dont la disposition est d'ailleurs assez variable, a le plus souvent la forme d'un tronc de cône, les filaments radiculaires se rapprochant légèrement en descendant vers la base de la cellule. Il est rare que la convergence soit complète et présente la disposition si fréquente qui a valu au faisceau des fibrilles radiculaires le nom fréquemment employé de *cône radiculaire*. Parfois même les fibrilles restent parallèles sur toute leur longueur ou à peu près, ou même s'écartent plus ou moins vers la base de la cellule, de façon à former un tronc de cône renversé.

Dans le voisinage de la surface libre de la cellule, mais un

peu au-dessous (à 2-4 μ environ), le faisceau radiculaire est coupé par une forte ligne sombre transversale (*p.c*), parallèle à la surface extérieure. Aux forts grossissements, et dans des conditions d'observation favorables, on voit cette ligne, épaisse d'environ 1 μ, se résoudre en une série de petits corpuscules juxtaposés, correspondant chacun à un cil vibratile. En outre, dans certaines cellules (fig. 16), on voit très nettement la plaque en question divisée accidentellement en deux plaquettes parallèles, entre lesquelles se voit une fente assez large. L'une de ces plaquettes reste en rapport avec les fibrilles radiculaires (pc_2), l'autre (pc_1) avec les cils eux-mêmes.

Il semble qu'on doive expliquer ce fait en admettant que chacun des corpuscules élémentaires correspondant à chaque cil est en réalité formé de deux corpuscules superposés : l'inférieur étant le *corpuscule basal*, le supérieur correspondant au *bulbe du cil* (FRENZEL, ENGELMANN, cités par PRENANT [**04**], p. 168). La rupture est due à la moindre résistance des pièces intermédiaires. Elle est, en effet, assez fréquente sur les préparations qui n'ont pas été suffisamment ménagées, et souvent alors le faisceau des flammes d'une même cellule se détache tout d'une pièce, les cils qui les forment restant unis entre eux à leur base par la plaque résultant de la coalescence des bulbes ciliaires. Ces bulbes sont donc fortement agglutinés entre eux, mais on parvient tout de même, avec une observation attentive, et d'ailleurs non sans difficulté, à les dissocier optiquement.

La cellule présente extérieurement un plateau cuticulaire homogène (*pl*), très net et à double contour manifeste. Ce plateau devient moins net sur les bords latéraux de la cellule ; il devient moins net aussi sur la plage centrale, d'où émergent les cils vibratiles; il persiste cependant à ce dernier niveau comme une petite ombre placée au-dessus de la plaque corpusculaire; elle se laisse résoudre, assez difficilement, en un certain nombre de bâtonnets juxtaposés, mais séparés les uns des autres. Bien qu'il soit difficile d'affirmer avec certitude dans ces observations qui atteignent aux limites de la visibilité, il nous a paru que les cils traversaient individuellement le plateau sans se modifier; les bâtonnets corres-

pondraient, dans ce cas, aux intervalles interciliaires, où seulement persisterait le plateau avec ses caractères ordinaires.

Le protoplasme de la cellule, en dehors du faisceau radiculaire, est granuleux, assez homogène, mais avec de petites vacuoles contenant de minuscules inclusions opaques. Le noyau est volumineux, très clair, avec un certain nombre de caryosomes épars dans toute son étendue. Il est toujours rejeté fortement sur le côté par le faisceau radiculaire, qu'il ne pénètre jamais. Il est placé assez bas vers le fond de la cellule et parfois touche presque la base de celle-ci; mais il est allongé dans le sens vertical, et son bord supérieur dépasse en général le milieu de la hauteur de la cellule.

Les caractères que nous venons de décrire sont communs à toutes les cellules qui forment la bande ciliée elle-même; mais sur les bords de cette bande ciliée les caractères se modifient, et se modifient de façon différente au bord antérieur et au bord postérieur.

Voyons d'abord comment se comporte l'épithélium dans la région antérieure de la bande ciliée; les cellules ciliées s'y continuent, mais en se modifiant progressivement, de façon à former une zone dont la largeur (environ 150 μ) est à peu près moitié de la largeur de la bande ciliée.

C'est au delà seulement que commence assez brusquement une région glandulaire différenciée.

Dans cette zone de passage, les cellules gardent en somme tous les caractères de haute différenciation que nous avons indiqués, mais ceux-ci s'atténuent de plus en plus au fur et à mesure qu'on s'éloigne en avant (fig. 17). Les flammes deviennent très rapidement plus minces et plus courtes (*a*) ; les cils qui les forment tendent de plus en plus à rester séparés et ils finissent par prendre l'aspect de cils vibratiles ordinaires ; ces cils, courts et peu nombreux (*b*), continuent à n'occuper qu'une portion restreinte de la surface libre du plateau, et ils se prolongent dans la cellule par un faisceau radiculaire, présentant tous les caractères décrits ci-dessus et notamment la plaque corpusculaire; mais il est beaucoup plus étroit et de forme plus nettement conique, les filaments qui le

constituent convergeant fortement vers la base de la cellule. La cellule elle-même devient plus mince, prend la forme allongée des cellules d'épithélium cylindrique, et le noyau suit les mêmes changements de forme. On finit, dans les cellules plus éloignées de la bande ciliée, par ne plus voir que le cône radiculaire très aminci (*c*), les cils ayant disparu, et celui-ci disparaît à son tour (*d*), ne laissant plus voir avec quelque netteté que la plaque corpusculaire, réduite à un petit point, se colorant par l'hématoxyline et placé au-dessous du plateau. Enfin, plus loin encore, les cellules (*f*) deviennent tout à fait banales, très minces, très longues, sans trace de cils, de corpuscule, ni de plateau. Nous arrivons ainsi aux cellules chauves, qui correspondent, sans aucun doute, à la bande chauve d'Actéon et de Scaphandre, mais il n'y a pas ici de passage brusque de la bande ciliée aux cellules chauves, comme dans ces deux types, et la transition se fait insensiblement.

Au delà, apparaît assez brusquement une autre zone épithéliale, caractérisée par l'existence de très nombreuses cellules glandulaires (*g*), logées dans l'épithélium et occupant l'épaisseur de celui-ci.

Les cellules glandulaires, qui forment l'élément caractéristique de la zone, sont fortement renflées, irrégulièrement arrondies, sensiblement isodiamétriques, et remplies d'un mucus irrégulièrement granuleux, dont les granulations, grosses et nombreuses, se colorent fortement en violet par l'hématoxyline. Le noyau, plus ou moins masqué par les granulations, est coloré faiblement en rose clair, il est arrondi et logé au beau milieu du mucus, un peu au-dessous du milieu de la cellule. Son diamètre est de 6 à 7 μ et il possède un petit nucléole.

Ces cellules sont nombreuses au point de paraître contiguës, mais, conformément à la règle générale chez les Mollusques, elles comprennent entre elles de petites cellules en forme de pinceau, amincies en filament à leur base, renflées à la périphérie, et recouvrant les extrémités arrondies des cellules glandulaires voisines. Ces cellules de soutènement sont nettement ciliées ; leur noyau est gros, très renflé, logé dans la partie élargie de la cellule, au-dessous de la membrane externe.

D'après sa situation et sa constitution, cette zone glandulaire

correspond manifestement à ce que nous avons appelé chez Actéon la *glande raphéenne*, mais l'aspect qu'elle offre ici est bien différent. Ce n'est qu'un peu au delà que nous voyons apparaître les glandes de Blochmann.

Si maintenant nous passons au côté postérieur de la bande ciliée, les modifications observées sont un peu autres, avec cependant la même marche générale. Et d'abord, les cils des dernières cellules ciliées, tout en conservant leurs grandes dimensions, ont une tendance à rester distincts ; il existe encore le plus souvent des flammes, mais celles-ci sont formées par un moindre nombre de cils, et elles sont par suite moins épaisses et plus nombreuses, et entremêlées de cils indépendants ; parfois même, tous les cils restent séparés et la cellule ne porte plus de flammes différenciées ; cette disposition s'observe sur une largeur d'environ quinze à seize cellules ; puis viennent deux cellules allongées à appareil ciliaire brusquement réduit, comme celles décrites plus haut au bord antérieur, et alors commence la zone postérieure de la glande raphéenne, avec ses cellules mucipares violettes (fig. 18), séparées par des cellules de soutènement, vraisemblablement toutes ciliées comme sur l'autre zone (1). En s'éloignant vers le bord sutural, l'épithélium tout entier, et avec lui bien entendu les cellules glandulaires, diminue de hauteur (fig. 19).

Quand on arrive enfin près du bord sutural même, au niveau du sinus cloacal, on observe un nouveau changement dans la nature de l'épithélium ; il y prend les caractères qu'il présente sur tout le bord du manteau (fig. 20). Les éléments caractéristiques en sont des cellules ciliées, larges et fort basses, comprenant entre elles quelques cellules caliciformes de forme correspondante, à sécrétion peu colorable. Les cellules ciliées (*k*), couvertes sur toute leur surface libre de cils nombreux et courts, ont un plateau épais, homogène, très clair et d'autant plus net qu'il est bordé au-dessous par une zone absorbant fortement les réactifs, et prenant sur les coupes une

(1) A la vérité, nous n'avons observé de cils que sur quelques-unes d'entre elles, et c'est pour cela qu'ils ne sont pas portés sur nos figures ; mais il nous semble probable qu'il y en ait sur toutes, et que leur absence soit le résultat d'une disparition accidentelle.

couleur foncée ; cette zone n'est que la zone superficielle du protoplasme, zone très mince (1), qui, par une dégradation insensible, passe rapidement au protoplasme clair qui remplit le reste de la cellule.

Le noyau est rapproché de la base de la cellule. Il est souvent arrondi, avec la structure ordinaire ; mais plus fréquemment encore, il se dispose en une sorte de bâtonnet ovoïde, allongé parallèlement à la base de la cellule ; la chromatine y est condensée en une plaque baculiforme horizontale, très fortement colorée par les réactifs, tandis que le reste du noyau apparaît comme une vésicule claire entourant ladite plaque chromatique.

La description qui précède concerne plus spécialement le raphé supérieur. Elle peut s'appliquer aussi au raphé inférieur, sauf que, sur le lobe infrapalléal, comme cela se présente aussi d'ailleurs chez Actéon, les cils vibratiles sont beaucoup plus nombreux et plus puissants.

Structure histologique du tentacule cloacal. — La fonction sensorielle du tentacule cloacal est attestée de façon non douteuse par sa structure histologique. L'examen à un faible grossissement de cet organe nous a montré sur toute sa longueur l'existence de *papilles* coniques, particulièrement serrées près de sa base (pl. VIII-IX, fig. 10, *ps*). Examinée *in toto*, dans un tentacule éclairci par l'huile de cèdre, chacune d'elles apparaît comme présentant, en son centre, une saillie des tissus sous-épithéliaux, saillie en forme de mamelon cylindrique, assez bas, et terminée par une extrémité arrondie. Les contours en sont très nettement arrêtés, et on distingue dans son épaisseur un petit nombre de noyaux diversement disposés. Cette *protubérance centrale* est coiffée à son tour par l'épithélium, qui forme la *papille* proprement dite, et qui se fait remarquer par une différenciation des cellules qui le constituent ; certaines d'entre elles, notamment, se détachent avec netteté à cause de leur réfringence très grande, et de leur forme en massue fortement renflée.

(1) Sa minceur est telle que nous avions supposé d'abord que c'était la plaque corpusculaire, mais nous n'avons pu réussir à lui trouver des limites précises, du moins inférieurement.

C'est là tout ce que nous montre l'examen par transparence ; pour aller plus loin et pour préciser ce premier aperçu, il est nécessaire d'avoir recours à l'examen des coupes sériées.

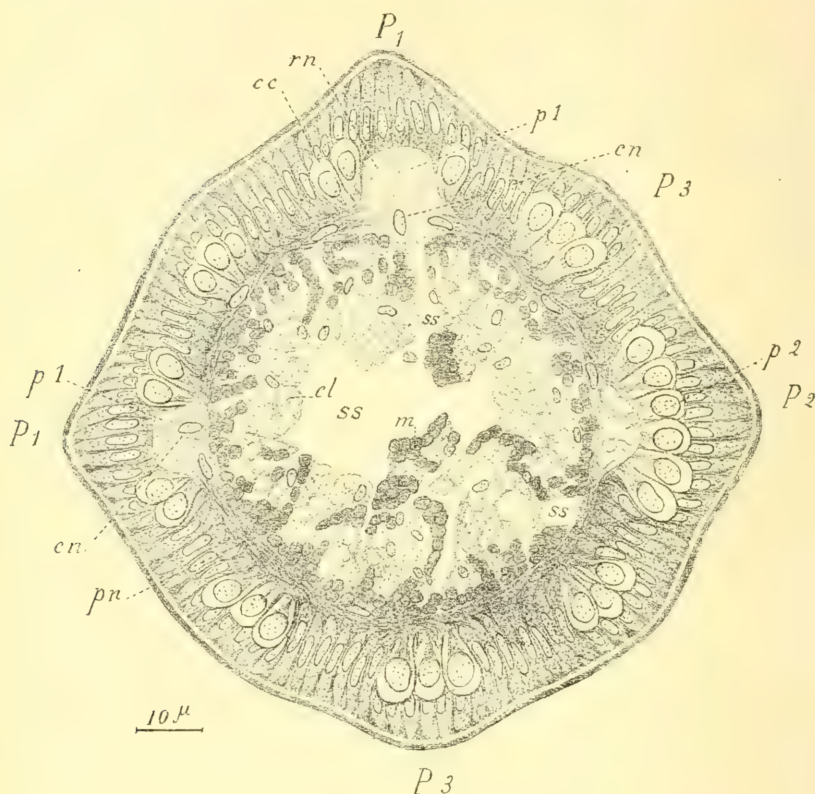


Fig. Ξ. — *Acera bullata.* — Coupe transversale du tentacule cloacal : — P_1, papille sensorielle, coupée sensiblement suivant son axe ; p_1, protubérance centrale, coupée aussi axialement et montrant le réseau nerveux, *rn* (substance ponctuée de Leydig), et les cellules nerveuses multipolaires *cn* ; *cc*, cellules capsuliformes, formant une couronne autour de la protubérance ; P_2, une autre papille nerveuse coupée un peu en dehors de l'axe, ainsi que sa protubérance centrale, p_2 ; elle montre une grande partie de la couronne des cellules capsuliformes ; P_3, coupe d'une autre papille sensorielle, passant en dehors de la protubérance centrale, et coupant tangentiellement la couronne des cellules capsuliformes ; *pn*, plexus nerveux sous-épithélial ; *m*, fibres musculaires longitudinales du cylindre central du tentacule ; *cl*, cellules vésiculeuses ou de Leydig ; *ss*, lacunes sanguines. (C'est accidentellement que les papilles sont disposées presque régulièrement en croix ; en réalité, la disposition ne présente aucune régularité) (× 850).

Sur une coupe transversale du tentacule (fig. Ξ et Ψ), il y a lieu de distinguer la portion épithéliale superficielle et le cylindre central, formant la masse même du tentacule.

Ce *cylindre central* présente à considérer : 1° une grande quantité de *fibres musculaires* très différenciées (*m*), constituées par des paquets de fibrilles étroitement juxtaposées et se colorant fortement aux réactifs. Le plus grand nombre de ces fibres musculaires ont une direction longitudinale, parallèle à l'axe du tentacule ; quelques-unes seulement ont une autre direction, plus ou moins oblique. La plupart des fibres musculaires sont donc sur une section transversale, coupées elles-mêmes transversalement, c'est ce qui explique la rareté des noyaux musculaires, qui ont peu de chances d'être intéressés par la coupe ; mais ceux qu'on observe sont très nets et ont une structure bien caractérisée. 2° A ces fibres musculaires sont interposées de volumineuses *cellules vésiculeuses*, ou *cellules de Leydig* (*cl*), avec de petites granulations solides, et l'ensemble forme un tissu assez compact, mais que pénètrent des lacunes sanguines assez importantes (*ss*). Ces lacunes sont fort irrégulières : les plus volumineuses sont placées vers l'axe du tentacule, mais elles envoient aussi vers la périphérie des prolongements, des diverticules plus ou moins larges, sans aucune régularité, qui s'insinuent entre les faisceaux de fibres musculaires et les cellules vésiculeuses. Il n'existe, bien entendu, à coup sûr dans le tentacule aucun diverticule de la cavité palléale, puisqu'il n'est même pas en rapport avec celle-ci, et c'est tout à fait à tort que cet organe a pu être considéré par certains auteurs comme l'homologue du cæcum palléal d'Actéon et de Scaphandre.

A la périphérie de l'axe musculo-conjonctif, immédiatement au-dessous de l'épithélium, s'étend une *zone fibrillaire* (*fn*), formant sur toutes les coupes un anneau à peu près continu, tout autour du cylindre central. Les fibrilles qui la constituent sont très fines, beaucoup plus que ne le sont les fibres musculaires ; sa coloration générale est beaucoup moins intense. Bien que la direction d'ensemble des fibrilles soit sensiblement annulaire, leur disposition présente quelque irrégularité : elles s'entrecroisent les unes les autres sous des angles très aigus, et sont d'ailleurs assez lâchement juxtaposées ; c'est, du reste, à cette disposition qu'est dû, au moins en partie, l'aspect plus pâle de l'anneau fibrillaire, car les filaments, vus isolément aux plus forts grossissements, montrent une coloration assez

intense. Au milieu de ces fibrilles se trouvent épars, çà et là, des noyaux allongés (*nn*), relativement volumineux, et disposés eux-mêmes tangentiellement suivant la direction des fibrilles.

L'aspect de ce feutrage et ses connexions avec l'épithélium, que nous allons tout à l'heure décrire, nous autorisent à le considérer comme un *plexus nerveux*, s'étendant dans toute la longueur du tentacule, et les noyaux qu'il contient seraient les noyaux de cellules nerveuses interposées.

L'*épithélium* qui revêt la surface extérieure du tentacule est caractérisé par la présence, sur toute sa périphérie, d'une cuticule continue (fig. Ψ, *cut*), fort nette et relativement épaisse, comportant elle-même une zone externe, se colorant fortement aux réactifs, et une zone profonde (*cl*), au contraire, peu colorable. Cette cuticule ne s'interrompt nulle part, pas même sur les papilles, qu'elle revêt sur toute leur étendue. Elle exclut évidemment la présence de cils vibratiles, et on n'en trouve trace, en effet, en aucun point du tentacule cloacal.

Les éléments ordinaires de l'épithélium sont des cellules hautes et étroites, d'environ 10 μ de hauteur sur 2 μ de largeur ; chacune est pourvue d'un noyau ovoïde, peu coloré, à granulations chromatiques peu nombreuses, et d'un protoplasme assez clair. La terminaison interne (basilaire) de ces cellules est plus ou moins effilée, tandis qu'à la périphérie, elles sont assez régulièrement arrondies, de façon qu'elles ont, dans leur ensemble, un aspect claviforme caractéristique.

Entre les terminaisons externes arrondies de deux cellules voisines, nous remarquons une sorte de cône renversé (*mn*), plus coloré par les réactifs que les parties adjacentes. Nous donnerons à ces formations le nom de *cônes sous-cuticulaires*. L'extrémité arrondie d'une cellule épithéliale est ainsi généralement encastrée, sur la coupe optique, entre deux cônes, et l'ensemble est immédiatement recouvert par la cuticule.

Une question se pose immédiatement : les cônes sous-cuticulaires font-ils partie de cellules épithéliales, ou constituent-ils au contraire des formations intercellulaires ? Malgré tout le soin que nous avons apporté à nos observations, nous ne pouvons faire à cette question une réponse absolument catégorique,

et ce n'est que provisoirement et sous réserve de nouvelles recherches que nous considérons ces cônes comme intercellulaires : ce sont surtout leurs connexions avec les fibrilles du plexus nerveux qui nous mènent à cette conclusion.

Nous avons vu, en effet, de la manière la plus indiscutable, des filets nerveux (*fn*) émaner du plexus sous-épithélial et pénétrer dans les espaces compris entre les noyaux de deux cellules voisines ; tantôt ces filets passent isolément, tantôt ils se groupent en faisceaux plus ou moins volumineux ; ils interrompent alors la membrane basilaire, et, dans certaines régions, c'est presque à chaque espace intercellulaire que se produisent ces interruptions, si bien que la membrane basilaire cesse vraiment d'avoir une individualité réelle, et que la base de chaque cellule est isolée des bases des cellules voisines par ces émergences de la zone plexiforme sous-épithéliale.

Nous avons vu, dans de nombreux cas, ces filets pénétrer dans les cônes sous-cuticulaires, s'y continuer par un trajet flexueux, peut-être même, nous a-t-il semblé, en émettant quelques branches latérales, et se terminer, sans avoir sensiblement modifié leur épaisseur, à l'extrémité des cônes. Aucun noyau n'est visible, ni sur le trajet du filet nerveux, ni à l'intérieur du cône sous-cuticulaire, et nous n'avons rien trouvé qui rappelât, même de loin, les cellules de Flemming, si caractéristiques des organes sensoriels des Mollusques.

Nous estimons que le diamètre des filets nerveux qui s'insinuent ainsi, entre les cellules épithéliales, est très inférieur à 1 μ.

De place en place, certaines cellules épithéliales montrent un noyau basilaire et aplati en croissant; la persistance de la cuticule au-dessus de ces éléments ne semble pas devoir les faire considérer comme de véritables cellules glandulaires; ce sont plutôt des cellules épithéliales déformées par la production à leur intérieur d'une vacuole liquide de sécrétion.

Papilles sensorielles. — L'observation directe nous a montré qu'une papille sensorielle comprend une protubérance centrale (*p*) et une calotte épithéliale la recouvrant entièrement.

L'examen des coupes nous permet de préciser la structure histologique de l'une et de l'autre.

La *protubérance centrale* est occupée par un tissu qui présente

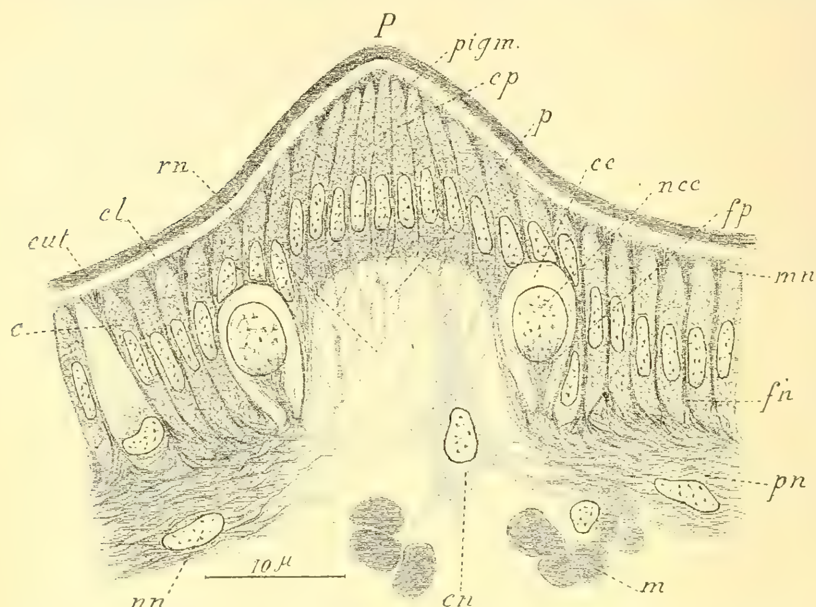


Fig. Ψ. — *Acera bullata.* — Coupe d'une papille du tentacule cloacal : — *m*, fibres musculaires du cylindre central, coupées transversalement ; *pn*, plexus nerveux sous-épithélial ; *nn*, noyaux nerveux interposés tangentiellement dans le plexus ; *c*, cellules ordinaires de l'épithélium ; *fn*, filets nerveux partant du plexus et passant entre les cellules pour se terminer dans les cônes sous-cuticulaires, *mn* ; *cut*, cuticule ; *cl*, sa partie profonde peu colorable ; *P*, papille sensorielle ; *p*, protubérance centrale ; *rn*, son réseau nerveux ; *cn*, cellule nerveuse multipolaire ; *cp*, cellules épithéliales formant la partie saillante de la papille ; *pigm*, portion terminale de l'épithélium papillaire, se colorant fortement à l'hématoxyline (ici décolorée) ; *cc*, cellule capsuliforme ; *ncc*, son noyau ; *fp*, protoplasme fibrillaire joignant la base de la cellule à la partie inférieure du noyau (× 1850).

tous les caractères de ce que l'on a appelé la *substance ponctuée de Leydig* ; nous y trouvons, en effet, un grand nombre de ponctuations éparses dans une substance interstitielle homogène, et on peut constater que ces ponctuations ne sont autre chose que les coupes optiques de fibrilles nerveuses très ténues, anastomosées en un réseau extrêmement délicat, à mailles des plus irrégulières (*rn*).

Au milieu de cette substance ponctuée, on rencontre d'ordinaire une ou plusieurs volumineuses cellules nucléées (*cn*), à protoplasme assez homogène, et présentant d'assez gros pro-

longements dont le nombre et la disposition sont extrêmement variables, mais qui sont toujours abondamment ramifiés ; ce sont de véritables *cellules multipolaires*. Les ramuscules très fins des prolongements vont se perdre en partie dans la substance ponctuée ; d'autres prolongements se dirigent vers l'intérieur du tentacule où ils vont se mettre en relation avec les fibres musculaires centrales ; d'autres enfin vont se mêler aux fibrilles du plexus nerveux ou se rendent directement à l'épithélium sus-jacent.

Au niveau des papilles, à la base même des protubérances centrales, le plexus nerveux s'interrompt [ou du moins s'éclaircit considérablement], et le plus grand nombre de ces fibrilles nerveuses vont se perdre dans la substance ponctuée qui forme la protubérance elle-même.

A la différence de ce qui se passe dans les parties non différenciées de la surface du tentacule, il existe dans les papilles, entre le bourgeon central et l'épithélium sus-jacent, une membrane basilaire des plus nettes, qui donne à la protubérance un contour très régulièrement limité. Cependant il nous paraît certain que des ramuscules émanés de la substance ponctuée traversent cette membrane, normalement à sa surface, sans provoquer sur celle-ci le moindre changement de direction, et se continuent dans l'épithélium par un filet nerveux intercellulaire que nous retrouverons tout à l'heure.

La calotte épithéliale qui revêt extérieurement les papilles présente deux sortes de cellules inégalement différenciées. Le sommet de la papille est occupé par un massif de cellules épithéliales, surmontant directement la voûte de la protubérance nerveuse. Ces cellules épithéliales (*cp*), un peu plus courtes que les cellules de l'épithélium environnant, sont très étroitement serrées les unes contre les autres, au point que leurs noyaux, peu différents d'ailleurs des noyaux ordinaires, mais cependant un peu plus allongés, se touchent presque. Le protoplasme de ces cellules, assez dense à la base, paraît contenir, au-dessus du noyau, un petit nombre de gouttelettes sphériques ou ovoïdes, contenant de pâles inclusions. Cette région de la papille (*pigm*), qui surmonte l'étage où sont localisés les noyaux, se colore en violet très intense par l'hématoxyline, et

cette coloration en masque la structure, qu'on ne peut mettre en évidence que sur des coupes faiblement colorées, ou que l'on a décolorées après coup.

Entre ces cellules, nous trouvons des formations comparables aux cônes sous-cuticulaires, mais notablement plus étroites, et leur ensemble forme un faisceau plus ou moins convergent vers la pointe (*P*) de la papille.

Les filets nerveux que nous avons vus émaner de la protubérance centrale, après avoir traversé la membrane basilaire qui limite cette protubérance, se retrouvent dans l'épithélium; ils y cheminent entre les noyaux des cellules épithéliales, et, pénétrant dans les cônes, se dirigent vers la périphérie; ils s'y terminent sans avoir, semble-t-il, varié de diamètre, sous la cuticule, dont la constitution est ici la même que dans les autres parties de l'épithélium.

Sur tout le pourtour du bourgeon central, s'observent d'autres éléments cellulaires, tout à fait caractéristiques : ce sont des cellules fortement renflées (*cc*), ovoïdes, arrondies à leur extrémité, atténuées à leur base en un petit pédoncule. Ces cellules, beaucoup plus basses que les cellules épithéliales voisines, sont cachées dans la profondeur de l'épithélium, au milieu des cellules épithéliales ordinaires qui les recouvrent et qui sont plus ou moins comprimées et déformées par elles. Mais leur aspect est tellement spécial qu'elles frappent tout de suite les yeux, quand il s'en trouve sur une coupe. Leur protoplasme, en effet, se colore peu aux réactifs, mais présente une réfringence tout à fait particulière. Par ce double caractère, ces cellules apparaissent comme si fortement en relief sur la teinte plate du fond, qu'elles simulent de véritables capsules sphériques incluses dans l'épithélium, et on peut leur donner le nom de *cellules capsuliformes*.

Leur noyau (*ncc*), volumineux, est également très réfringent, et a lui aussi un relief très accusé; son nucléoplasme est très peu colorable, et seuls des caryosomes, très séparés les uns des autres, révèlent la structure nucléaire.

Sur le fond clair du protoplasme, tranche une tache basilaire beaucoup plus foncée (*fp*), qui forme, au-dessous du noyau, une sorte de pédoncule assez fortement fibrillaire partant de

la base de la cellule et se dirigeant vers le pôle inférieur du noyau, qu'il sertit comme une sorte de coquetier.

Les cellules capsuliformes sont constamment disposées en forme de couronne annulaire sur tout le pourtour de la base de la protubérance centrale ; elles y sont disposées, en général, suivant une ou deux rangées concentriques, mais sans grande régularité. Leur rôle nous est inconnu, mais leur fonction sensorielle ne saurait faire de doute, en raison de leurs relations avec les filets nerveux. De tels filets partent du plexus sous-épithélial et vont se répandre autour de ces cellules avec lesquelles ils entrent en connexion étroite. Il ne nous a pas été possible de préciser la nature exacte de ces connexions, et de savoir si leurs ramuscules viennent se terminer contre la surface externe de la cellule, ou si même, comme nous avons cru le constater dans plusieurs cas, ils ne pénètrent pas jusque dans la zone périphérique du protoplasme. A coup sûr, bon nombre au moins de ces filets se divisent autour de la cellule en plusieurs branches, formant une sorte de corbeille enveloppante.

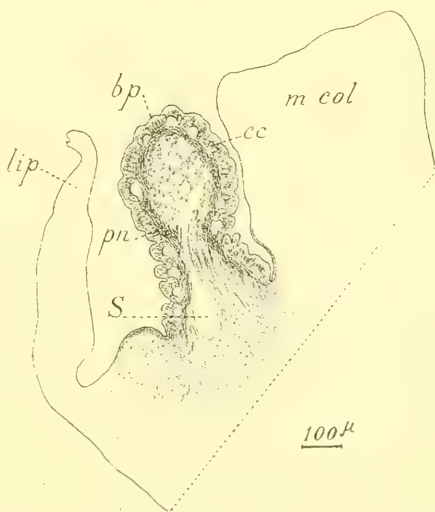


Fig. Ω. — *Acera bullata.* — Coupe de la base renflée, *bp*, du tentacule cloacal, au point où il vient se rattacher avec le manteau : — *pn*, plexus nerveux ; *cc*, cellules capsuliformes ; S, sinus sanguin, communiquant avec les lacunes du cylindre central ; *lip*, bord du lobe infrapalléal ; *m.col*, bord postérieur du muscle columellaire (se reporter à la fig. 6 de la pl. II) (× 50).

Dans certains cas, et notamment dans la région basilaire du tentacule cloacal (fig. Ω), il semble que les cellules capsuliformes, éparses ou groupées en nids plus ou moins volumineux, ne soient pas toujours liées à une véritable papille.

Le plexus nerveux se continue jusqu'à cette base renflée du tentacule, et y est en relation avec des filets nerveux qui vont se prolonger dans la portion avoisinante du manteau.

Caractères adaptatifs des Acères.

Nous avons eu à plusieurs reprises, au cours de cette étude, l'occasion de noter au passage l'existence, chez les Acères, d'un certain nombre de caractères en rapport avec les conditions du milieu où se tiennent d'ordinaire ces Mollusques; il n'est pas sans intérêt de revenir sur ce sujet, et de montrer comment ces caractères de défense, loin d'être isolés, sont au contraire coordonnés et constituent tout un système de protection qui fait du type Acère un remarquable exemple d'adaptation au milieu.

Nous avons déjà, au début de ce chapitre, indiqué quel est l'habitat ordinaire des Acères, qui nous est bien connu, au moins pour *Acera bullata*. Tous les auteurs qui se sont occupés de la biologie de ce Mollusque s'accordent sur ce point. L'animal, disent Meyer et Möbius (**65**, p. 85), est particulièrement commun « dans les endroits où le sol est vaseux et porte des Zostères, et il affectionne surtout la région des Zostères mortes, que les pêcheurs appellent Rottang. Il trouve là une nourriture abondante aux dépens des feuilles brunes pourries, que nous lui avons vu manger en aquarium ; mais nous avons constaté également qu'il se nourrit aussi de matières animales ».

A Roscoff, Guiart (**01**, p. 42-45) a trouvé les Acères dans le grand herbier de la baie de Pempoul, où le sol est recouvert « d'une vase noire et repoussante » dans laquelle on enfonce parfois jusqu'à la ceinture. Les Acères y voisinent avec les *Haminea*, mais se trouvent dans la vase à un niveau plus bas que ces dernières ; « si la vase que l'on retourne [à la bêche] est franchement noire, en pleine putréfaction, et non mêlée de sable....., on peut être certain d'y trouver [les Acères]... Ces animaux sont accoutumés à vivre dans un milieu en putréfaction ».

Même constatation faite par Legendre (**05**) qui a trouvé les Acères « dans la partie inférieure de la zone de balancement des marées, sur un fond de vase molle noirâtre, ou sur des algues vertes (*Ulva*, *Fucus*, etc.) à demi enfoncées dans cette vase» (p. VI).

Il y a donc unanimité à cet égard : les Acères sont des habi-

tants des fonds vaseux et surtout des prairies de Zostères, où elles paraissent choisir les régions les plus riches en végétaux décomposés, et par conséquent les plus nauséabondes.

Dans un tel milieu, l'animal doit avoir à se protéger contre la pénétration dans sa cavité palléale d'une eau par trop délétère, et aussi contre l'intrusion des petits animaux étrangers de toute sorte qui grouillent dans la vase. De là tout un ensemble de défenses éventuelles, que nous avons déjà eu l'occasion de signaler isolément dans les pages qui précèdent, mais qu'il nous semble intéressant de grouper, au risque de quelques redites, pour en mettre en évidence la coordination.

1° La cavité palléale se ferme de façon à réduire au minimum les orifices qui peuvent y donner accès. Le lobe infrapalléal développe une expansion épicochléaire qui se rabat en arrière sur la fente palléale et la ferme latéralement, pendant que son bord se prolonge en avant sur le plancher de la cavité palléale, jusqu'à rejoindre le pilier commissural antérieur; l'ouverture de la cavité est ainsi limitée à un orifice relativement étroit.

Celui-ci est recouvert, en outre, par la parapodie droite, qui se relève sur la coquille et détermine entre elle et le corps un long couloir que l'eau doit parcourir avant d'arriver à l'entrée de la cavité palléale. L'orifice d'entrée de l'eau, et par conséquent l'accès de la cavité palléale, se trouve reporté de la sorte très en avant.

De même, en arrière, le sinus cloacal est réduit à une fente très étroite dont la partie distale est occupée par la cheminée anale. L'orifice terminal du tube digestif est, en effet, contrairement à ce qui se passe dans la plupart des Tectibranches, reporté très loin en arrière, et les produits de déjection sont directement versés au dehors, sans avoir à traverser en quoi que ce soit la cavité palléale, et sans que leur sortie exige l'ouverture du sinus cloacal.

Il est intéressant de signaler aussi que l'orifice génital est reporté tout à fait en dehors de la cavité palléale, et, notamment chez *Acera soluta*, assez loin en avant de la commissure antérieure. La cavité palléale, ainsi débarrassée des orifices

qui, chez les autres formes, s'ouvrent dans son intérieur ou dans son voisinage immédiat, est exclusivement spécialisée dans sa fonction respiratoire (à l'exception toutefois de l'orifice rénal, qui conserve sa place ordinaire).

2° Ainsi canalisée, l'eau ambiante traverse la cavité palléale, grâce, comme chez tous les Bulléens, à l'activité des cils des bandes épithéliales des deux raphés, et l'intensité de ce courant d'eau est attestée par le développement considérable de ces cils vibratiles, qui présentent des dimensions et une différenciation que nous n'avons rencontrées dans aucune des formes voisines. Il va de soi que l'eau où vivent les Acères ne doit pas être extrêmement riche en oxygène; cette pauvreté est corrigée en partie par la quantité plus considérable de l'eau introduite. Elle l'est encore par le grand développement et par le plissement, poussé à l'extrême, de la lame branchiale elle-même.

3° Les deux orifices de la cavité palléale, aussi bien l'orifice d'entrée que l'orifice de sortie, sont d'autre part étroitement surveillés par des organes sensoriels différenciés. A cette surveillance suffisent, en avant, les organes que l'on trouve habituellement chez les Tectibranches à l'entrée de la cavité, c'est-à-dire l'*osphradium*, placé comme d'habitude à la base du mésentériole branchial, et peut-être aussi le rhinophore droit, sur lequel le développement très grand de la parapodie droite, quand elle est rabattue sur la tête, force l'eau à passer. En arrière, à l'entrée du siphon cloacal, est le *tentacule cloacal*, qui n'est manifestement autre chose qu'un organe sensoriel spécial.

4° Les impressions de ces organes sensoriels sont le point de départ de réflexes qui assurent la défense de l'organisme.

Ces réflexes sont de deux ordres : le plus remarquable d'entre eux est celui qui permet la fermeture complète de la cavité, grâce à l'abaissement du dernier tour de la coquille par le jeu des deux *muscles adducteurs*. Ce mécanisme d'occlusion, qui est en somme le même que celui que montrent la généralité des Lamellibranches, n'a été signalé, à notre con-

naissance, chez aucun Gastéropode, et les Acères constituent, à ce point de vue, un type tout à fait spécial.

Les autres réflexes de défense sont des *réflexes glandulaires*. Ceux-là ne sont pas spéciaux aux Acères et se retrouvent à des degrés divers chez d'autres Bulléens, et aussi chez les Aplysiens ; mais les glandes de défense sont particulièrement développées chez les Acères. Elles se divisent en deux groupes :

a) La *glande de Bohadsch*, située près de l'orifice d'entrée, glande identique à celle des Aplysies et qui est, par sa place, tout à fait caractérisée pour défendre l'accès de la cavité palléale.

b) L'intérieur même de la cavité est criblée de *glandes de Blochmann*, qui se retrouvent jusqu'au voisinage de l'orifice cloacal. Les déjections de ces glandes, émises simultanément et avec force dans la cavité palléale, sont convoyées par le puissant courant déterminé par les raphés vers l'orifice cloacal, et écartent de cet orifice tout animal étranger qui voudrait y pénétrer.

Que ces diverses glandes soient véritablement des glandes de défense, bien que nous n'ayons fait aucune observation personnelle à ce sujet, n'ayant pu nous procurer d'Acères vivantes, la chose ne saurait laisser aucun doute, ne serait-ce qu'en raison de leur similitude absolue avec les glandes de même nature connues depuis longtemps chez les Aplysies et dont le rôle vénéneux a été nettement mis en lumière par les recherches de Blochmann et de Mazzarelli. Mais d'autre part, les observations de Legendre, faites spécialement sur les Acères, en dehors cependant de toute observation anatomique et histologique, montrent premièrement qu'elles se comportent, au point de vue qui nous occupe, exactement comme les Aplysies. « Lorsque l'animal est tourmenté, il sécrète un mucus blanchâtre ; s'il est blessé, il sort de sa lésion un mucus violet » (p. VIII, note). Les observations du même auteur montrent encore, de la façon la plus satisfaisante, comment la protection de ces glandes, loin de se limiter à défendre l'accès de la cavité palléale, s'étend à l'animal tout entier, et combien les Acères sont efficacement protégées contre des ennemis, même de grande taille : « Mises dans un cristallisoir avec des

Crabes, [les Acères] n'ont jamais été attaquées; jetées dans un bac où se trouvaient des turbots, ceux-ci les happaient mais les recrachaient aussitôt. »

Affinités des Acères.

Rangées longtemps dans la famille des *Bullidæ*, les Acères en ont été séparées par Mazzarelli (**91** *a*), qui en a fait le type et le genre unique d'une famille spéciale; cette famille, d'après les conclusions de l'auteur, se rapprocherait des Aplysiidés et n'aurait de caractère important commun avec les Bullidés que le disque céphalique (auquel il n'attribue qu'une valeur relative) et l'existence d'une coquille externe, dont la forme s'avoisine plus ou moins à celle des Bullidés, mais en diffère notablement par sa fragilité et l'impossibilité pour l'animal de s'y retirer complètement.

Tout en constatant ces affinités plus grandes des Acères avec les Aplysiidés qu'avec les Bullidés, Mazzarelli n'a pas cru devoir les faire entrer dans la première de ces familles. Tandis que Bergh a accepté cette manière de voir et conserve la famille des *Aceridæ*, Guiart a reproché assez vivement à Mazzarelli de ne pas avoir réuni complètement — ce qu'il fait lui-même — les Acères et les Aplysies (1).

Nous ne partageons pas cette manière de voir, et nous sommes pleinement d'accord avec Mazzarelli et Bergh pour maintenir la famille des *Aceridæ*. Il n'est pas douteux que les Acères ne se rapprochent des Aplysies à bien des points de vue, qui ont été signalés par tous les auteurs : développement considérable des parapodies, constitution du tube digestif, et surtout armature de l'estomac; longueur relativement considérable de la commissure viscérale, disposition identique de l'appareil reproducteur. Mais il n'est pas exact de dire que les Acères n'ont en commun avec les Bullidés presque aucun caractère important. Le disque céphalique existe vraiment

(1) Dans le petit travail dont il a été question plus haut (p. 155, note) Mazzarelli (**02**) s'est rangé à l'avis de Guiart (qu'il ne cite pas cependant) et réunit les Acères aux Aplysiidés.

Nous n'en maintenons pas moins nos conclusions relativement à la position systématique des Acères.

dans ces formes, quoique plus réduit et autrement conformé que dans les Bullidés. La coquille, si on met à part le caractère spécial de la fente suturale qui n'a d'homologue nulle part et qui est un caractère purement adaptatif, est tout à fait bulloïde, et ne ressemble que de fort loin à celle d'une Aplysie. Enfin la cavité palléale, et cela nous semble tout à fait caractéristique, est, par ses raphés et par son cæcum, exactement celle d'un Bulléen, et d'un Bulléen primitif.

Les Acères, avec des caractères aplysiens, ont donc des caractères bulléens indéniables, et dont l'importance, si on en juge par la constance avec laquelle ils se retrouvent chez tous les Bulléens, ne saurait être méconnue. Mais les Acères ont, en outre, des caractères spéciaux (fente de la coquille, muscles adducteurs, etc.) qui en font un type tout à fait particulier.

Nous concluons donc que c'est à juste titre que Mazzarelli a établi la famille des Acéridés, et, si cette famille fait, dans une certaine mesure, le passage des Bulléens aux Aplysiens, nous pensons qu'il ne faut pas exagérer le rapprochement avec ces derniers, et nous croyons devoir la rattacher sans hésitation au groupe des Bulléens.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

R. Bergh (97-02). — Reisen im Archipel der Philippinen von Dr C. Semper. Wissenschaftliche Resultate. Siebenter Band: Malacologische Untersuchungen. V. Theil: *Pleurobranchidae*, *Bullacea*, *Ascoglossa*, *Aplysiidae*. Wiesbaden, 1897-1902.

F. Bernard (90). — Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sc. Nat.*, 7e série, t. IX, 1890.

Fr. Blochmann (83). — Über die Drüsen des Mantelrandes bei *Aplysia* und verwandten Formen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. XXXVIII, 1883.

E.-L. Bouvier (93). — Observations sur les Gastéropodes Opisthobranches de la famille des Actœonidés. *Bull. Soc. phil.*, 8e série, t. V, 1893.

— (93 *a*). — Sur l'organisation des Actaeons. *Soc. Biol.*, 9e série, t. V, 1893.

— (93 *b*). — Observations nouvelles sur les affinités des divers groupes des Gastéropodes. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXVI, 1893.

E.-L. Bouvier et H. Fischer (02). — L'organisation et les affinités des Gastéropodes primitifs, d'après l'étude anatomique du *Pleurotomaria Beyrichi*. *Journ. Conch.*, t. L, 1902.

Bronn's Tier-Reich. — Voy. Simroth.

G. Cuvier (1810). — Mémoires sur les Acères ou Gastéropodes sans tentacules apparens. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, t. XVI, 1810, et *Mém. pour servir à l'hist. et à l'anat. des Mollusques*, Paris 1817.

P. Fischer (87). — Manuel de Conchyliologie. Paris, 1880-1887.

J.-D.-F. Gilchrist (94). — Beiträge zur Kenntniss der Anordnung, Correlation und Funktion der Mantelorgane der Tectibranchiata. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, t. XXVIII, 1894.

J. Guiart (01). — Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches et en particulier des Céphalaspidés. Thèses de Paris, Lille, 1901.

A. Ingier (06). — Über den Bau der Genitalorgane von *Acera bullata*. *Arch. Math. Naturv. Kristiania*, t. XXVIII, 1906.

Aug. Köhler (94). — Beiträge zur Anatomie der Gattung *Siphonaria*. *Zool. Jahrbb.*, t. VII, 15 sept. 1893.

R. Legendre (05). — Notes biologiques sur *Acera bullata*. *Arch. Zool. Exp.*, 4e série, t. IV, 1905.

G.-F. Mazzarelli (89). — Intorno alle secrezioni della glanda opalina (Vayssière) e della glandola del opercolo branchiale nelle *Aplysiae* del golfo di Napoli. *Zool. Anz.*, t. XII, 1889.

— (91). — Ricerche sulle morfologia e fisiologia della glandola del Bohadsch nelle *Aplysiidae*. *Atti della R. Acc. delle Sc. di Napoli*. 2e série, t. IV, App. no 1, 1891.

— (91 *a*). — Intorno all'apparato riproduttore di alcuni Tectibranchi. *Zool. Anz.*, t. XIV, 1891.

— (93). — Monografia delle *Aplysiidae* del golfo dei Napoli. *Soc. Ital. delle Sc.* (*detta dei XL*), 3e série, t. IX, 1893.

— (99). — Note sulla morfologia dei Gasteropodi Tectibranchi. *Biol. Centralbl.*, t. XIX, p. 497 et 615 (1899) ; — t. XX, p. 110 (1900).

— (02). — Note biologiche sugli Opistobranchi del golfo di Napoli. Parte prima : Tectibranchi. *Atti Soc. Ital. Sc. Nat. Milano*, t. XL, 1902.

H.-A. Meyer und K. Möbius (65). — Fauna der Kielerbucht. I : Die Hinterkiemer, Leipzig, 1865.

Moynier de Villepoix (92). — Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. *Journ. Anat. et Physiol.*, t. XXVIII, 1892.
P. Pelseneer (88). — Report on the Pteropoda (Anatomy). *Challenger's Reports*, t. XXIII, 1888.
— (94). — Recherches sur divers Opisthobranches. *Mém. cour. et Mém. des sav. étr. publiés par l'Ac. R. Sc., Lettres et B.-A. de Belgique* t. LIII, 1894.
R. Perrier (89). — Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein chez les Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sc. nat.*, 7e série, t. VIII, 1889.
R. Perrier et H. Fischer (08). — Les glandes palléales de défense chez le *Scaphander lignarius. C. R. Ac. Sc.*, 1er juin 1908.
— (08 *a*). — Anatomie et histologie comparées des glandes de Blochmann. *Ibid.*, 22 juin 1908.
— (09). — Sur la cavité palléale et ses dépendances chez les Bulléens. *Ibid.*, 5 avril 1909.
— (09 *a*). — Sur les affinités zoologiques des Bulléens, d'après les organes centraux de la respiration et de la circulation. *Ibid.*, 28 juin 1909.
— (10). — Sur le mouvement de l'eau dans la cavité palléale et sur la structure de la branchie chez les Bulléens. *Ibid.*, 4 juillet 1910.
— (10 *a*). — Sur quelques points particuliers de l'anatomie des Mollusques du genre *Acera. Ibid.*, 18 juillet 1910.
Prenant (04). — Traité d'Histologie, t. I, Paris, 1904.
Quoy et Gaimard (33). — Voyage de la corvette l'*Astrolabe*, Paris, 1833.
H. Simroth (96). — Bronn's Tier-Reich. Bd. III : *Mollusca*. Abt. II : *Gastropoda Prosobranchia*. Leipzig, 1896-1907.
J. Thiele (97). — Beiträge zur Kenntniss der Mollusken, III, Über Hautdrüsen und ihre Derivate. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. LXII, 1897.
T. Tullberg (82). — Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers und der Molluskenschale. *Kgl. Svenska Vetensk. Ak. Handl.*, t. XIX, 1882.
A. Vayssière (80). — Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés. *Ann. Sc. nat.*, 6e série, t. IX, 1880.
— (85). — Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille. Première partie ; Tectibranches. *Ann. du Mus. d'Hist. nat. de Marseille*, t. II, 1885.

TABLE DES FIGURES

INTERCALÉES DANS LE TEXTE

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1-4. — *Acteon tornatilis.*

Fig. 1. — L'animal, extrait de sa coquille, vu du côté droit et un peu en dessous: — *l. céph*, lobes céphaliques; *P*, pied ; *l. op*, lobe operculigère ; *p*, pénis ; *bm*, bord du manteau (lobe suprapalléal) ; *l.ip*, lobe infrapalléal; *r.s*, raphé supérieur ; *r.i*, raphé inférieur ; *l. sq*, lamelle squamiforme ; *ep*, expansion épicochléaire ; *ls*, son lobule sutural ; *lp*, son lobule pariétal ; *cr*, crête interlobulaire ; *ps*, pli sutural ; *Br*, branchie ; *C*, cæcum palléal ; *F*, foie.

Fig. 2. — La cavité palléale est ouverte par une incision du lobe suprapalléal, dont les deux lambeaux ont été écartés : — *c.a*, pilier commissural antérieur sectionné ; *g.sl*, glande semi-lunaire, partagée en deux par l'incision ; *p*, pénis ; *Br*, pointe de la branchie ; *Br'*, base de la branchie ; *mes. br*, mésentériole branchial antérieur; *x*, bride du mésentériole postérieur; *v.a.br*, sinus branchial afférent; *A*, anus; *C*, cæcum palléal; *ps*, pli sutural; *rs*, raphé supérieur ; *ri*, raphé inférieur ; *l. sq*, lamelle squamiforme ; *g.pr*, glande raphéenne.

Fig. 3. — Le manteau, avec la branchie attenante, a été coupé le long de son attache antérieure et rejeté en arrière : — *m. col*, muscle columellaire, sectionné ; *ca*, pilier commissural antérieur; *op*, opercule ; *l. op*, lobe operculigère du pied; *G*, parties annexes du conduit génital ; *J*, rectum ; *mes.p*, mésentériole postérieur de la branchie ; *per*, péricarde ; *O*, oreillette ; *V*, ventricule ; *R*, rein ; *or*, orifice rénal ; *v.e. br*, sinus branchial efférent; *v.e'. br*, sa partie récurrente ; *s. col*, sinus collecteur, où se réunissent le sang venant de la branchie et celui venant du diverticule palléal antérieur ; *v.col*, grande veine collectrice, arrivant à l'oreillette ; *C'*, entrée du cæcum; *c.gl*, godrons formés sur le versant antérieur du raphé inférieur par les cryptes glandulaires; *y*, entrée des cryptes glandulaires; *rs*, *ri*, raphés supérieur et inférieur; *g. sl*, glande semi-lunaire.

Fig. 4. — Fragment de la glande semi-lunaire *g.sl*, montrant l'entrée des cryptes glandulaires : — *a-b*, bord libre du manteau ; *c.a*, pilier commissural antérieur sectionné ; *mes. br*, mésentériole branchial sectionné ; *os*, osphradium.

Fig. 5. — *Aplustrum amplustre.* L'animal retiré de sa coquille (La région céphalique a été partiellement copiée d'après Quoy et Gaimard). — *oc*, yeux ; *p*, pénis ; *m. col*, muscle columellaire, dont on voit les deux extrémités antérieure et postérieure ; *gl*, glande à mucus ; *gl'*, glande postraphéenne ; *s. cl*, sinus cloacal; *l.sq*, lamelle squamiforme du lobe suprapalléal ; *l.ip*, lobe infrapalléal ; *r.s*, raphé supérieur, vu par transparence ; *C*, cæcum ; *Br*, branchie ; *R*, rein ; *O*, oreillette ; *V*, ventricule.

PLANCHE II

Fig. 1. — *Aplustrum amplustre.* Le plafond palléal a été coupé suivant *a*, *b*, *c* — *a'*, *b'*, *c'*, et rejeté en arrière, pour montrer les organes palléaux : — *G*, dépendances de l'appareil génital; *og*, orifice femelle; *p*, pénis; *gl*, gland

du pénis (Bergh); *J*, rectum; *A*, anus; *R*, rein; *o.r*, orifice rénal; *O*, oreillette; *V*, ventricule; *mes. br*, mésentériole branchial antérieur; *Br*, portion distale; *Br'*, portion proximale de la branchie; en arrière de cette dernière, le mésentériole postérieur, sous lequel passe une flèche; *lsq*, lamelle squamiforme, à laquelle aboutit le raphé supérieur; le raphé inférieur est visible à droite du siphon cloacal, entre l'anus et le gland du pénis.

Fig. 2-3. — *Scaphander lignarius.*

Fig. 2. — Le plafond palléal incisé est rejeté sur la gauche : — *b. ceph*, bouclier céphalique ; *o.g*, orifice génital ; *g. sém*, gouttière séminale : *m. col*, muscle columellaire ; *gip*, glande intrapalléale ; *mes. br*, mésentériole branchial antérieur ; *rs*, raphé supérieur ; *ri*, raphé inférieur ; *A*, anus ; *s. cl*, sinus cloacal ; *C*, cæcum ; *C'*, son entrée dans la cavité palléale.

Fig. 3. — Le plafond palléal isolé, avec le cæcum, *C*, laissé intact : — *R*, rein ; *o.r*, orifice rénal ; *v.r.a*, sinus afférent du rein ; *s. pr*, sinus périrectal ; *Br'*, pointe postérieure de la branchie ; *mes. br*, mésentériole branchial antérieur ; *mes. p*, mésentériole branchial postérieur; *v. col*, grande veine collectrice; *per*, péricarde; *d.a*, plafond du diverticule antérieur de la cavité palléale ; *c.a*, pilier commissural antérieur sectionné ; *g.ip*, glande intrapalléale et son orifice excréteur ; *rs*, bandelette ciliée du raphé supérieur ; *B*, *B*, glandes de Blochmann ; *s.cl*, sinus cloacal ; *c.cl*, commissure cloacale.

Fig. 4-6. — *Acera bullata.*

Fig. 4. — L'animal, vu en dessus, la cavité palléale ouverte : — *Pp g*, parapodie gauche ; *Pp dr*, parapodie droite ; *fv*, repli vulvaire ; *rm*, portion antérieure du repli marginal du manteau, formant expansion épicochléaire ; en arrière et parallèlement à lui le muscle columellaire ; *mes. br*, mésentériole branchial antérieur; *K*, diverticule du rein, recouvrant une partie du péricarde et le diverticule antérieur de la cavité palléale ; *J*, rectum ; *A*, cheminée anale ; *r.s*, *r.i*, bandelettes ciliées du raphé supérieur et du raphé inférieur ; *B*, glandes de Blochmann ; *C'*, entrée du cæcum palléal ; *sbb*, racines du sinus basibranchial ; *Br'*, pointe postérieure récurrente de la branchie *m.a. a*, muscle adducteur antérieur.

Fig. 5. — L'animal vu en dessous. Une incision a été faite à la partie postérieure du manteau, comme dans la figure 4, et a été prolongée le long du cæcum palléal : — *P*, pied ; *Pp. d*, parapodie droite ; *Pp. g*, parapodie gauche; *A*, cheminée anale ; *d*, dent du bord cloacal du lobe infrapalléal ; *t. cl*, tentacule cloacal; *C*, cæcum palléal, se prolongeant le long du tortillon auquel il est adhérent ; il est ouvert en C_1 et montre les deux raphés *rs* et *ri*.

Fig. 6. — Portion cloacale de la cavité palléale. Les deux lobes palléaux ont été écartés, le lobe suprapalléal, *l. sp*, rejeté en dessus, le lobe infrapalléal, *l. ip*, gardant sa position normale : — *C*, entrée du cæcum palléal; *r.s*, *r.i*, les bandelettes ciliées des deux raphés; *map*, muscle adducteur postérieur; *m.col*, muscle columellaire, sectionné en avant, passant sous le lobe infrapalléal auquel il est adhérent, pour redevenir visible en arrière et remonter le long du pli sutural ; *t. cl*, tentacule cloacal ; *J*, rectum ; *A*, anus, entouré de la cheminée anale ; *d*, dent placée sur le bord cloacal du lobe infrapalléal, à partir de laquelle commence l'expansion épicochléaire, divisée en deux lames ; la supérieure *s. ep*, rabattue extérieurement, l'inférieure *i. ep*, conservant sa position normale ; *x*, région glandulaire.

PLANCHES III-IV.

Fig. 1-13. — *Acteon tornatilis.*

Fig. 1. — Épithélium général du manteau : — *mb*, membrane basilaire ; *n*, noyaux des cellules épithéliales ; *v*, vacuole ; *c*, groupe de concrétions solides, chacune à l'intérieur d'une petite vacuole ; *d*, derme (× 900).

Fig. 2. — Coupe transversale du cæcum palléal : — *rs*, raphé supérieur ; *ri*, raphé inférieur ; *S.S*, grand sinus sanguin creusé dans le raphé inférieur ; *R. sut*, rampe suturale ; *R. ant*, rampe antérieure ; *es*, épithélium de la rampe suturale ; *ea*, épithélium de la rampe antérieure ; zgl_1 — zgl_4, les diverses zones glandulaires du cæcum (× 85).

Fig. 3. — Coupe du raphé inférieur dans le cæcum : — *cc*, cellules ciliées ; *cch*, cellules chauves ; *s.r*, sinus du raphé (× 500).

Fig. 4. — Raphé inférieur, sectionné dans sa portion palléale : — *cc*, cellules ciliées ; *cch*, cellules chauves ; *cb*, cellules basales ; *g*, cellule glandulaire (× 500).

Fig. 5. — Région glandulaire (zgl_3 de la fig. 2) de l'épithélium du cæcum palléal : — *cgl*, cellule glandulaire ; *cc*, cellule ciliée (× 500).

Fig. 6. — Épithélium de la rampe suturale (× 500).

Fig. 7. — Épithélium de la rampe antérieure (× 500).

Fig. 8. — Bandelette et repli marginaux : — *rm*, repli marginal ; *gm*, gouttière marginale, où vient se loger le bord du labre de la coquille ; *bm*, bandelette marginale ; *nm*, noyaux fortement irréguliers des cellules de la bandelette ; *v*, vacuoles disposées en série, dans la hauteur de ces mêmes cellules ; *cb*, cellules basales ; *nb*, leurs noyaux ; *zf*, zone fibrillaire du bord externe de la bandelette ; *cge*, cellules glandulaires externes en relation avec la gouttière marginale ; *x*, limite interne de la bandelette (× 350).

Fig. 9. — Épithélium du bord externe de la bandelette marginale et de la gouttière marginale : — Mêmes lettres que dans la figure précédente ; en outre : *ls*, lacunes sanguines du repli marginal (× 600).

Fig. 10. — Cellules de la face externe du manteau, appliquée contre la coquille. prises non loin de la bandelette marginale ; *v*, leur vacuole centrale (× 600).

Fig. 11. — Cellules épithéliales normales de la même face du manteau (× 600).

Fig. 12. — Coupe de la lamelle squamiforme : — *bm*, bandelette marginale ; *rm*, repli marginal ; *lsq*, lamelle squamiforme ; *gg*, cellules grises ; *cgg*, leur col ; *bp*, ourlet marginal (bord libre palléal) (× 320).

Fig. 13. — Épithélium de la lamelle squamiforme : — *gg*, cellules glandulaires grises sous-épithéliales ; *cgg*, leur col ; *a*, ampoule terminale de ce col ; *cm*, cellule mucipare vide ; *fm*, fibre musculaire (× 600).

Fig. 14-17. — *Aplysia depilans.*

Fig. 14. — Partie supérieure d'une glande de Blochmann : — *c*, col de la glande ; *cc*, cellules du col ; *o*, orifice ; *ep*, épithélium général du manteau ; *cm*, cellule mucipare ; *gr. s*, grains rouges, entourés d'une auréole claire, considérés comme représentant la première phase sécrétoire ; *cal. m*, calice musculaire (× 400).

Fig. 15. — Deux très jeunes cellules de Blochmann, bl_1, bl_2, encore incluses dans l'épithélium et déjà reconnaissables à leur noyau différencié *N*, et montrant un nucléole très net, *n* ; *cm*, cellule mucipare (× 650).

Fig. 16. — Jeune cellule de Blochmann, *bl*, qui commence à s'enfoncer au-dessous de l'épithélium, *ep* : — *N*, son noyau : *n*, son nucléole ; *cal*, son calice musculaire, encore peu développé ; *cc*, ébauche du col, formée par des cel-

lules épithéliales, qui suivent dans son invagination la cellule de Blochmann (×650).

Fig. 17. — Glande de Blochmann, encore jeune, mais complète : — *ep*, épithélium palléal ; *c*, col ; *N*, noyau ; *cal*, calice musculaire ; *pr*, protoplasme ; *l.pr*, lobes du protoplasma faisant saillie dans la vacuole en voie de formation (× 350).

PLANCHES V-VI.

Fig. 1-9. — *Acteon tornatilis.*

Fig. 1. — Coupe générale de la glande semi-lunaire, *gl. sl.* : — *cr. gl*, crypte glandulaire ; *o*, orifice d'une semblable crypte dans la cavité palléale ; *rm*, repli marginal ; *bm*, bandelette marginale ; *lem*, lame externe du manteau ; *l.s*, lacunes sanguines intrapalléales ; *mm*, portion membraneuse du manteau (× 35).

Fig. 2. — Section de l'ourlet marginal, normale au bord libre du manteau : — *x*, *y*, limites de l'ourlet marginal ; *bm*, bandelette marginale ; *rm*, repli marginal ; *gmr*, glandes mucipares à granulations rouges (éosinophiles) ; *gmb*, glandes à mucus bleu ; *Gr*, cellules glandulaires profondes à sécrétion éosinophile ; *cGr*, leur col ; *gg*, cellules glandulaires profondes à mucus pigmenté de gris ; *cgg*, leur col ; *Gm*, grandes cellules glandulaires de la glande semi-lunaire (× 260).

Fig. 3. — Une portion de la figure précédente, plus grossie : — Mêmes lettres que ci-dessus ; en outre : *cc*, cellules ciliées ; *m*, fibres musculaires (× 540).

Fig. 4. — Cellule mucipare contenant à la fois du mucus bleu et des grains éosinophiles (rouges), et montrant ces derniers se diffusant dans le voisinage du mucus bleu (× 540).

Fig. 5. — Coupe de la glande semi-lunaire : — *cr*, crypte dont la section intéresse la cavité excrétrice ; *cr'*, crypte sectionnée excentriquement, ne montrant pas la cavité centrale ; *Gm*, grosses cellules glandulaires formant l'élément caractéristique de la glande ; *gmr*, cellule mucipare à grains éosinophiles ; *gmb*, cellule mucipare à mucus bleu ; *c.c*, cellules ciliées ; *m. cr*, calice musculaire de la crypte *cr* ; *m.sc*, fibres musculaires sous-épithéliales ; *l.em*, lame externe du manteau ; *l.s*, lacunes sanguines (× 120).

Fig. 6. — Portion de l'épithélium superficiel de la glande semi-lunaire. — Les lettres comme ci-dessus ; en outre : *gm*, une cellule mucipare, à mucus incolore (× 600).

Fig. 7. — Épithélium du lobe infrapalléal, pris en avant du raphé inférieur (× 800).

Fig. 8. — Coupe de la gouttière suturale, menée perpendiculairement au pli sutural : — *l. sp*, lobe suprapalléal ; *l. ip*, lobe infrapalléal ; *p. sut*, pli sutural ; *rs* bandelette ciliée du raphé supérieur ; *ri*, bandelette ciliée du raphé inférieur ; *gl. r*, glande raphéenne du lobe suprapalléal ; *gl.r'*, *gl.* r'_1, glandes raphéennes du lobe infrapalléal ; *gl. sut*, glande suturale ; *cr. ri*, cryptes glandulaires creusées dans l'épaisseur du raphé inférieur ; *cr' ri*, culs-de-sac de semblables cryptes, coupées excentriquement ; *gl. sl*, glande semi-lunaire (× 45).

Fig. 9. — Histologie de la glande raphéenne : — *gl. r*, cellules caractéristiques de la glande raphéenne ; *n*, leur noyau ; *n'*, noyau jeune, à structure presque normale ; *gmr*, cellule glandulaire, à granulations éosinophiles ; *c.c*, cellule ciliée ; *lem*, lame externe du manteau (× 650).

Fig. 10. — *Scaphander lignarius.* — L'animal vu par la face dorsale, après enlèvement de la coquille, les cavités sanguines étant partiellement injectées

— *b.céph*, bouclier céphalique ; *P dr*, parapodie droite ; *P g*, parapodie gauche ; *g.sém*, gouttière séminale ; *gp*, gouttière palléale supra-céphalique ; *g.ip*, glande intrapalléale ; *c. ant*, pilier commissural antérieur ; *D. ant*, diverticule antérieur de la cavité palléale, avec les sinus sanguins qui s'y ramifient ; *p.cop*, poche copulatrice ; *per*, péricarde ; *O*, oreillette ; *V*, ventricule ; *R*, rein, avec ses cavités sanguines efférentes ; *J*, rectum, avec l'anus, *a*, vu par transparence ; *cp*, cæcum palléal ; *m. col*, extrémité postérieure du muscle columellaire ; *m'*, bourrelet musculaire sutural de l'extrémité du cæcum ; *S cl*, sinus cloacal ; *srs*, sinus sanguin du raphé supérieur ; *sm*, sinus marginal, où aboutissent les lacunes intrapalléales, *l.p*, disposées sous forme de traînées parallèles ; *s col*, grand sinus collecteur.

Fig. 11. — *Aplysia depilans*. — Glande de Blochmann : — *C*, col ; *o*, son orifice ; *pr*, protoplasme de la cellule glandulaire ; *v*, vacuoles ; *N*, noyau, avec un nucléole rubané ; *gr*, granules d'excrétion éosinophiles, entourés d'une auréole claire ; *cm*, calice musculaire (× 400).

PLANCHE VII.

Toutes les figures s'appliquent à *Scaphander lignarius*.

Fig. 1. — Coupe transversale du manteau au voisinage de l'entrée de la cavité palléale, en arrière de la commissure antérieure, montrant l'épaisseur considérable de cette région, comparée à la minceur que présente le manteau dans les parties dépourvues de glandes (à gauche, en bas, dans la figure) : — *mes. br*, mésentériole branchial ; *gl. bl*, glande de Blochmann ; *c*, son col ; *l*, lacunes sanguines ; *s.c*, gouttière marginale où vient s'encastrer le bord du périostracum ; *e.s*, épithélium sous-coquiller de la face supérieure du manteau ; *m*, muscles intérieurs du manteau (Pour permettre la comparaison avec les figures de détail des glandes de Blochmann, la coupe est représentée la face externe en-dessous (× 50).

Fig. 2. — Glande de Blochmann du type unicellulaire : — *o*, orifice externe ; *c*, cellules du col ; *v*, vacuole centrale ; *N*, noyau ; *N'*, nucléole ; *m* et *m'*, fibres méridiennes et fibres transversales du calice musculaire ; *nc*, noyaux conjonctifs de ce calice (× 360).

Fig. 3. — Glande de Blochmann du type pluricellulaire : — *p*, trabécules protoplasmiques formant un réseau dans la cavité de la glande ; *n*, noyaux interposés sur ce réseau. Les autres lettres comme dans la figure précédente (× 360).

Fig. 4. — Coupe transversale du col d'une glande de Blochmann : — *l*, lumière du canal (× 360).

Fig. 5. — Glande de Blochmann dont la cavité renferme à la fois un gros noyau, *N*, et des petits noyaux, *n*. Les autres lettres comme dans les figures 2 et 3 (× 360).

Fig. 6. — Très jeune glande de Blochmann encore logée dans l'épithélium, *ep* : — *N*, son noyau, et *N'*, son nucléole, déjà profondément différenciés ; *mc*, couche musculo-conjonctive du derme (× 650).

Fig. 7. — Jeune glande de Blochmann, *gB*, s'enfonçant dans l'épithélium et entraînant avec elle des cellules épithéliales destinées à former le col. Les autres lettres comme dans la figure 6 (× 650).

Fig. 8. — Une jeune glande analogue ; la lumière du col commence à apparaître. Mêmes lettres ; en plus : *c.m*, cellule mucipare (× 650).

Fig. 9. — Glande intrapalléale : cellules de revêtement : — *g*, cellule glandulaire ; *v*, vacuole (× 650).

Fig. 10. — Vacuoles d'excrétion tombées dans la cavité centrale de la glande et prêtes à être rejetées (× 650).

PLANCHES VIII-IX.

Fig. 1-7 *Scaphander lignarius.*

Fig. 1. — Eléments musculo-conjonctifs du calice d'une glande de Blochmann, vus sur une coupe tangentielle : — *m*, fibres musculaires, *N*, leurs noyaux; *n*, noyaux conjonctifs (× 450).

Fig. 2. — Coupe transversale du cæcum palléal : — *rs*, bande ciliée du raphé supérieur ; *ri*, bande ciliée du raphé inférieur ; *R. ant*, rampe antérieure de la cavité cæcale ; *R. sut*, rampe suturale ; *gb*, glandes de Blochmann ; *ss*, lacunes sanguines; *cl*, cellules de Leydig ; *m*, renflements musculaires du côté du pli sutural (× 60).

Fig. 3. — Cellules ciliées du raphé.

Fig. 4. — Épithélium général du manteau : — *a*,*b*, cellules épithéliales ; *c*,*d*, cellules mucipares.

Fig. 5. — Coupe transversale de la gouttière marginale, *gm*, où vient se terminer le bord du périostracum : — *b.m*, bandelette marginale ; *rm*, repli marginal ; *a*, cellules les plus externes de la bandelette ; *b*, *c*, *c'*, les diverses zones de revêtement de la face interne de la gouttière ; *d*, cellules claires de la face externe de la gouttière ; *d'*, cellule à granulations rouges; *e*, *f*, cellules de revêtement du repli marginal; *m*, fibres musculaires ; *l*, cellules de Leydig (× 270).

Fig. 6-7. — Cellules épithéliales revêtant les culs-de-sac de la glande intrapalléale chez un jeune individu (× 550).

Fig. 8. — *Aplysia depilans.* Glande de Bohadsch, vue par la face interne : — *gl*, culs-de-sac glandulaires faisant saillie au milieu de nombreuses fibres musculaires, *m*, entre-croisées (× 2,5).

Fig. 9. — *Acera soluta.* L'extrémité antérieure n'est pas représentée ; la plus grande partie du plafond palléal a été enlevée : — *b. céph*, bouclier céphalique ; *g. sém*, gouttière seminale; *P g*, parapodie gauche; *P d*, parapodie droite ; *fv*, feuillet vulvaire ; *r.m*, repli marginal ; *m. col*, muscle columellaire ; *m' col*, son extrémité antérieure ; *ca*, pilier commissural antérieur ; *m.a*, muscle adducteur antérieur ; *V*, ventricule ; *cr. a*, crête de l'aorte ; *R*, rein ; *R'*, son prolongement dans le plafond du diverticule antérieur de la cavité palléale ; *Br*, pointe de la branchie ; *sa*, sinus branchial afférent, dérivant par plusieurs racines du sinus périrectal voisin ; *J*, rectum ; *A*, cheminée anale ; *e C p*, entrée du cæcum palléal ; *ri*, raphé inférieur ; *Cp*, cæcum palléal se prolongeant jusqu'au sommet du tortillon ; sa paroi externe a été excisée pour montrer sa cavité et la continuation du raphé inférieur, *r.i'* ; *mp*, muscle adducteur postérieur ; *t. cl*, tentacule cloacal; *g. cl*, commissure cloacale ; *l. ip*, lobe infrapalléal, se prolongeant en avant en un bourrelet, *pp*, qui court sur le plancher de la fente palléale jusqu'au voisinage du pilier commissural antérieur.

Fig. 10-22. — *Acera bullata.*

Fig. 10. — Fragments basilaire (*a*) et terminal (*b*) du tentacule cloacal : — *ps*, papilles sensorielles (× 25).

Fig. 11. — Coupe du manteau perpendiculaire au bord libre dans la région où abondent les glandes de Blochmann : — *bp*, bord libre du manteau (ourlet palléal) ; *gbl*, une glande de Blochmann ; *g'*, une autre, remplie de protoplasme ; *n*, noyau repoussé pariétalement dans une cellule presque vide ; *rm*, repli marginal ; *gm*, gouttière marginale ; *bm*, bandelette margi-

nale ; *m*, tissu compact musculo-conjonctif, rattachant le manteau au bord de la face interne de la coquille (× 30).

Fig. 12. — Une glande de Blochmann : — *ep*, épithélium ; *c*, col ; *m*, calice musculaire ; *pr*, protoplasme pariétal ; *N*, noyau ; *n*, nucléole ; *V*, vacuole centrale d'excrétion (× 135).

Fig. 13. — Bord extrême du manteau : — *ss*, sinus sanguins ; *gl*, cellule glandulaire différenciée, placée vers le fond de la gouttière marginale ; les autres lettres comme dans la figure 11. Sous la bandelette marginale, immédiatement appliquées contre la membrane basilaire, se trouvent des fibres musculaires coupées transversalement, presque contiguës les unes aux autres. Elles n'ont pas été représentées sur la figure (× 85).

Fig. 14. — Bord externe de la bandelette *bm*, et paroi interne de la gouttière marginale : — *a*, *b*, *c*, *d*, les diverses formes de cellules épithéliales de cette région ; *gl*, cellule glandulaire différenciée ; *e*, cellule glandulaire ; *gm*, fond de la gouttière marginale ; *ss*, sinus sanguin. Même remarque que pour la figure précédente (× 600).

Fig. 15. — Cellules de la bande ciliée du raphé : — *pl*, plateau ; *cv*, cils vibratiles s'unissant pour former des flammes, *fl* ; *fr*, faisceau radiculaire des cils dans la cellule ; *pc*, plaque formée par la réunion des corpuscules basaux et des bulbes des cils ; *n*, noyau (× 825).

Fig. 16. — Une semblable cellule montrant la plaque corpusculaire nettement divisée en deux, pc_1, pc_2 (× 825).

Fig. 17. — Cellules marginales antérieures de la bande ciliée, choisies isolément en des points de plus en plus éloignés, et montrant les divers stades (*a-f*) de la réduction graduelle de l'appareil ciliaire ; *g*, cellule glandulaire (× 825).

Fig. 18. — Cellules glandulaires (*g*) de la zone placée en arrière du raphé (× 550).

Fig. 19. — Cellules de même nature prises plus près du bord cloacal (× 550).

Fig. 20. — Cellules épithéliales voisines du bord cloacal : — *h*, cellules glandulaires ; *k*, cellules ciliées (× 550).

(Les figures 18 à 20 peuvent être considérées comme se faisant suite, avec des lacunes interposées).

Fig. 21. — Col d'une cellule de la glande de Bohadsch : — *ep*, épithélium cilié du revêtement général de la parapodie ; *c*, col ; *cb*, cavité de la cellule glandulaire ; *mc*, derme musculo-conjonctif.

Fig. 22. — Une cellule glandulaire de la région de la cheminée anale (pl. II, fig. 6, en *x*) : — *g*, corps de la cellule ; *c*, col ; *a*, ampoule intra-épithéliale ; *ep*, épithélium ; *m*, muscles du derme (× 800).

TABLE DES MATIÈRES

L'APPAREIL DIGESTIF
ET LES TUBES DE MALPIGHI
DES LARVES DES LÉPIDOPTÈRES

Par L. BORDAS

DOCTEUR ÈS SCIENCES, DOCTEUR EN MÉDECINE, MAÎTRE DE CONFÉRENCES A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE RENNES.

Un grand nombre d'Entomologistes se sont occupés de l'appareil digestif des Insectes; pour s'en convaincre, il suffit de consulter l'*Index bibliographique* placé à la fin de de notre mémoire. Mais, peu nombreux sont ceux qui ont étudié le même organe dans l'ordre des Lépidoptères, et un bien petit nombre d'auteurs ont porté leurs recherches sur le canal alimentaire des Chenilles des Papillons.

Il n'y a eu, sur cette question, que quelques études faites accessoirement et comme complément à d'autres travaux, et aucune recherche d'ensemble n'a encore été tentée au sujet de l'appareil digestif et des tubes de Malpighi des larves des Lépidoptères. Notre travail actuel a porté sur un grand nombre d'espèces, appartenant aux principales familles de cet ordre.

Voici la liste des groupes auxquels se rapportent nos descriptions anatomiques et histologiques :

Nymphalidæ : *Vanessa Io* L., *Vanessa cardui* L., *Melithæa athalia* Fr. — Sphingidæ : *Acherontia atropos* L., *Sphinx ligustri L.*, *Sphinx convolvuli* L. — Arctiidæ : *Pleretes matronula* L., *Spilosoma fuliginosa* L., *Arctia Caja* L., *Nemeophila plantaginis* L. — Cossidæ : *Cossus ligniperda* Fabr., *Zeuzera æsculi* L. — Liparidæ : *Cnetocampa processionea* L., *Cnet. iptyocampa* Borowski, *Liparis chysorrhœa* L. — Saturnidæ :

Saturnia pyri Schiff, *Io Irene*, Boisduval. — CYMATOPHORIDÆ : *Asphalia* (*Cymatophora*) *flavicornis* L., *Asphalia ridens* Fabr. — NOTODONTIDÆ : *Phalera bucephala* L., *Stauropus fagi* L., *Pygæra curtula* L., *Harpyia vinula* L. — NOCTUIDÆ : *Hadena monoglypha* Hufn,, *Had. rurea* Fabr., *Agrotis fimbria* L., *Agrotis polygona* Fabr. — TORTRICIDÆ : *Carpocapsa pomonella* Fabr., *Conchylis ambiguella* Fr.

Au cours de notre travail, nous avons décrit et représenté les nombreuses variétés de formes qu'affectent, d'une famille à l'autre, le tube digestif et surtout les tubes de Malpighi des Chenilles des Papillons soumises à notre examen. Nous avons fait ensuite l'étude histologique de ces deux organes.

Nous avons trouvé, dans les diverses familles, de nombreuses variations morphologique, contrairement à ce qu'on a écrit, jadis, au sujet de l'organisation interne des Lépidoptères. « Cet ordre, dit un Zoologiste, est certainement le plus naturel de toute la classe des Insectes. Sauf de légères différences d'une importance tout à fait secondaire, l'histoire anatomique d'un Lépidoptère quelconque donne une idée complète de l'organisation de l'ordre tout entier » (*Ann. des Sc. nat.*, *Zool.*, t. XXI, 1852).

Tout en constatant l'exagération de l'affirmation précédente, on peut cependant dire que les Lépidoptères constituent, dans la classe des Insectes, l'ordre dont l'anatomie interne présente le plus d'uniformité et se prête le mieux à une représentation schématique générale.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

12524-11. — Corbeil. Imprimerie Crété.

86ᵉ ANNÉE. — IXᵉ SÉRIE. T. XIV. Nᵒˢ 5 et 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

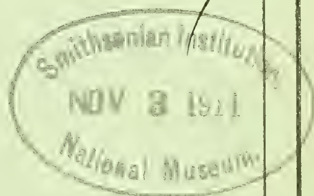
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIV. — Nᵒˢ 5 et 6.



PARIS
MASSON ET Cⁱᵉ, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIᵉ)

1911

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en octobre 1911.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE ANATOMIQUE DE L'APPAREIL DIGESTIF ET DES TUBES DE MALPIGHI

Nymphalidæ (Voy. Pl. X, fig. 5 et 6). — L'appareil digestif de la Chenille de *Vanessa Io* L. est à peu près rectiligne, sans sinuosités et de longueur à peu près égale à celle de la larve. Les parties constitutives sont même assez peu tranchées les unes des autres.

L'*intestin antérieur* est court, large et à parois plissées. Il mesure de 5 à 7 millimètres de longueur et se continue, presque sans ligne de démarcation, avec l'intestin moyen.

L'*intestin moyen* constitue la partie la plus étendue et la plus volumineuse de l'organe de la digestion. C'est un tube à peu près régulièrement cylindrique, occupant la presque totalité du corps de la Chenille. Ses parois sont régulières, sans sinuosités et reçoivent de nombreux tubes trachéens, qui se ramifient à leur surface en une multitude de petits ramuscules de plus en plus ténus.

A partir de sa moitié postérieure, l'organe est parcouru par les *tubes de Malpighi*, qui sont disposés de la façon suivante : quatre à la face supérieure et deux à la face inférieure. Enfin, un léger bourrelet annulaire terminal marque l'origine de l'intestin postérieur.

L'entrée de l'*intestin postérieur* (Voy. Pl. X, fig. 5) est marquée par la présence d'une valvule circulaire, en forme de diaphragme, dirigée perpendiculairement à l'axe de l'organe. Cette valvule est perforée, en son centre, d'un orifice irrégulier, à bords sinueux et légèrement renflés en bourrelet (Voy. Pl. X, fig. 5).

Ces bords sont recouverts d'une lamelle rubanée, noirâtre, due à la présence d'une multitude de petites dents coniques, soudées à leur base et à sommet dirigé vers l'intestin moyen (Voy. Pl. X, fig. 6).

Les bords libres de la valvule sont minces, mais l'organe

s'épaissit de plus en plus au fur et à mesure qu'on s'approche de son point de fusion avec les parois intestinales. Un peu en arrière des bords de la valvule, existe une région circulaire portant de petites dents courtes et pointues, implantées sur la membrane chitineuse qui tapisse la cavité interne de l'intestin terminal. Viennent ensuite des plis disposés longitudinalement et donnant à la lumière de l'intestin une forme étoilée, très irrégulière.

L'*intestin terminal* (Voy. fig. 1) a une longueur de 5 millimètres environ. Ses parois sont larges et plissées. Il reçoit, un peu en arrière de la valvule antérieure, les deux conduits excréteurs des tubes de Malpighi; leurs orifices sont opposés et situés aux deux extrémités d'un même diamètre. L'extrémité postérieure se renfle légèrement pour constituer un rudiment d'ampoule rectale, organe très développé chez l'adulte. L'orifice intestinal est irrégulier, sinueux, entouré d'un bourrelet annulaire formant sphincter. A sa suite, vient une sorte de cavité ou cloaque, à parois plissées, limitée postérieurement par les deux fausses-pattes anales (Voy. fig. 1, A).

Tubes de Malpighi. — Les *tubes de Malpighi* sont au nombre de *six*, placés à l'origine de l'intestin terminal. Ils sont disposés en *deux* faisceaux, comprenant chacun *trois* tubes. Chaque vaisseau est long, cylindrique et se dirige tout d'abord en avant du corps larvaire, en s'appliquant contre la surface de l'intestin moyen. Deux des tubes de chaque groupe sont situés à la face supérieure intestinale, et le troisième est placé à la face inférieure. Arrivés vers le milieu de l'organe, ils se recourbent et prennent une direction postérieure; ils décrivent, à la surface de l'intestin terminal, de nombreuses circonvolutions et s'avancent même jusqu'à l'ampoule rectale, tout à fait rudimentaire. Tous ces vaisseaux vont déboucher, de chaque côté, dans un réservoir collecteur, ou vessie urinaire, tout à fait caractéristique (Voy. fig. 1, B, *vi*).

Cette vésicule *vi*, d'apparence ovoïde ou généralement piriforme, a ses parois minces, transparentes et de structure tout à fait différente de celle des canaux urinaires : elles possèdent, en effet, des fibres musculaires entrecroisées. On constate même parfois, dans sa cavité, de nombreux cristaux d'acide

urique et d'urates. Un court pédicule cylindrique la rattache à la partie antérieure de l'intestin terminal et s'ouvre un peu au-dessous de la valvule annulaire que nous avons décrite et qui marque l'extrémité postérieure de l'intestin moyen. Les deux orifices sont placés en regard l'un de l'autre et aux deux extrémités d'un même diamètre (Voy. Pl. X, fig. 6).

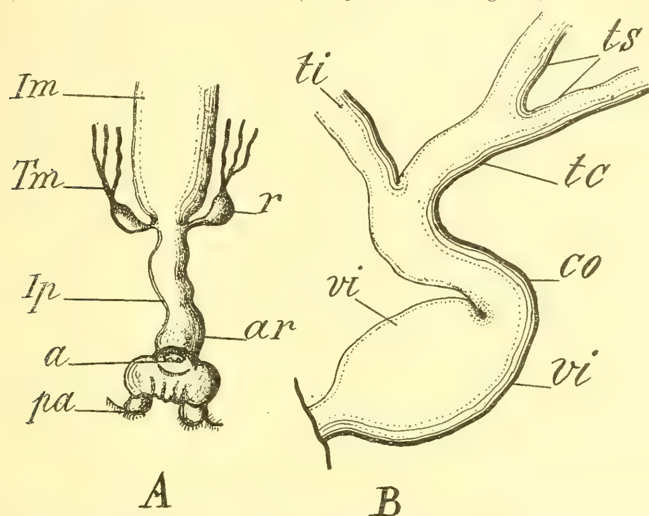


Fig. 1. — Larve de *Vanessa Io* L. — A, partie terminale du tube digestif. B, Embouchure des tubes de Malpighi. — *Im*, intestin moyen ; *Tm*, faisceau de trois vaisseaux urinaires, et *r*, réservoir collecteur (vessie) ; *Ip*, intestin terminal ; *ar*, renflement rectal ; *a*, anus et *pa*, fausses-pattes postérieures ou anales ; — B. — *ti*, tube de Malpighi passant sous l'intestin moyen, et *ts*, vaisseaux qui cheminent au-dessus du même organe ; *vi*, vessie urinaire du sommet de laquelle part le tronc commun *co*, qui donne les deux branches *ti* et *tc*.

L'extrémité distale de la vessie urinaire (Voy. fig. 1, B) se continue par un tube qui se ramifie tout d'abord et donne le vaisseau de Malpighi qui passe sous l'intestin moyen. L'autre branche, un peu plus large que la première, se divise bientôt à son tour et donne les deux tubes urinaires *ts* qui cheminent à la face supérieure de canal intestinal moyen.

Les dimensions du réservoir malpighien sont les suivantes : grand axe, $1^{mm},25$, petit axe $0^{mm},7$ (Voy. fig. 1, B).

Dans la première partie de leur trajet, les tubes de Malpighi de *Vanessa* présentent une forme à peu près régulièrement cylindrique, et ce n'est que dans leur région postérieure qu'ils deviennent sinueux, irréguliers et prennent une apparence moniliforme.

Sphingidæ. (Voy. Pl. X et XII, fig. 1, 2 et 3). — L'appareil digestif des larves des Sphingides (*Acherontia atropos* L.) est large, volumineux et remplit la presque totalité de la cavité générale (Voy. Pl. X, fig. 1).

Il comprend trois parties d'inégale importance.

L'*intestin antérieur* est relativement court et atteint à peine 8 à 10 millimètres de longueur. Sa forme est à peu près régulièrement cylindrique, et on ne constate, sur son parcours, aucune trace de dilatation marquant les premiers indices d'un rudiment de jabot. Son extrémité antérieure ou *pharynx* ne se distingue de l'œsophage que par l'épaisseur de ses parois et les replis que présente son *intima* chitineuse interne. Un peu au-dessous de l'œsophage et disposées à peu près symétriquement par rapport à son plan vertical médian, sont placées les glandes mandibulaires, à direction oblique et sinueuse. La musculature de l'œsophage est assez mince et constituée par des fibres longitudinales et circulaires (Voy. Pl. X, fig. 1)

L'*intestin moyen* d'*Acherontia atropos* est large ; sa longueur atteint à peu près les quatre cinquièmes de celle du canal alimentaire tout entier. Son extrémité antérieure (Voy. Pl. X, fig. 1, A) est très nette et marquée par la présence de tubercules coniques ou hémisphériques, disposés circulairement. Ces tubercules, qui mesurent à peu près $0^{mm},8$ à $0^{mm},9$ de hauteur, sont de nature glandulaire. Le reste de l'organe est à peu près cylindrique et marqué par la présence de *quatre* dépressions longitudinales : une dorsale, une ventrale et deux latérales (Voy. Pl. X, fig. 1, A et B).

Les deux premières sont les plus accusées et la dorsale est surtout très apparente.

Ces dépressions (Voy. Pl. XII, fig. 2) sont parcourues par un double faisceau de muscles longitudinaux qui prennent naissance au bourrelet antérieur et se terminent à l'origine de l'intestin postérieur. Ce qui caractérise encore extérieurement l'intestin moyen, c'est la présence de nombreux sillons circulaires, séparés par des bourrelets parallèles, constitués par de gros faisceaux de muscles annulaires.

Ces faisceaux, très accentués en certains points, s'atténuent cependant à leur rencontre avec les quatre sillons antéro-pos-

térieurs (Voy. Pl. X, fig. 1), en passant sous la musculature longitudinale.

A partir de sa région médiane, l'intestin moyen est sillonné par les tubes de Malpighi. Ces derniers sont disposés : deux sur la paroi supérieure et deux à la face inférieure. Vers son extrémité postérieure, se trouve un sillon transversal, en avant duquel existent des replis formés par les derniers faisceaux circulaires, sillonnés de distance en distance par de petites dépressions et par les quatre grandes dépressions longitudinales (Voy. Pl. X, fig. 1, B).

L'intestin moyen d'*Acherontia* se continue, en arrière, par un petit prolongement tronconique, à large base antérieure, à parois minces, et limité extérieurement, en arrière, par un sphincter circulaire et par une valvule interne, à bords frangés, marquant l'origine de l'*intestin postérieur* (Voy. fig. 2). C'est en arrière de cette valvule que se trouvent les *deux* orifices des tubes malpighiens, orifices disposés en regard l'un de 'autre et aux deux extrémités d'un même diamètre.

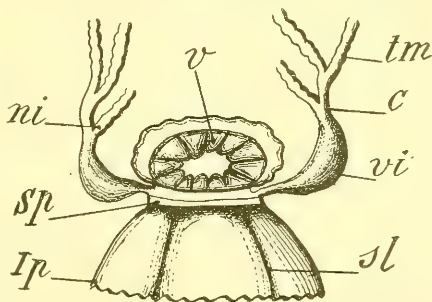


Fig. 2. — Extrémité postérieure de l'intestin moyen et origine de l'intestin terminal de la larve d'*Acherontia atropos* L. — *v*, valvule à bords irréguliers, marquant l'origine de l'intestin postérieur ; *tm*, tubes de Malpighi ; *c*, canal commun ; *vi*, vessie urinaire ; *ni*, tube de Malpighi placé à la face inférieure de l'intestin moyen ; *Sp*, sphincter ; *Ip*, intestin postérieur, avec six profonds sillons longitudinaux *sl*.

L'*intestin terminal* de la larve d'*Acherontia atropos* est caractérisé par la présence de deux régions dilatées et parcourues longitudinalement par de profonds sillons, dus à la présence de muscles longitudinaux. Ces deux régions sont séparées par une partie étroite et recourbée (Voy. fig. 3). L'origine de l'organe est marquée par la présence d'une puissante valvule en forme de diaphragme, à bord libre frangé. Les replis ou franges ont la forme de dentelures, à extrémité émoussée, séparées par des plis rayonnants qui vont se terminer sur les parois intestinales (Voy. fig. 2). L'orifice central peut facilement se fermer par suite des contractions d'un puissant muscle cir-

culaire externe, jouant le rôle de sphincter (Voy. fig. 2).

La première dilatation intestinale est ovoïde et présente, à sa surface externe, six dépressions longitudinales parcourues par des faisceaux musculaires antéro-postérieurs.

Les deux orifices de la partie médiane amincie sont munis de bourrelets circulaires internes, fonctionnant comme valvules. Quant au renflement terminal, également ovoïde, on peut le considérer comme une sorte d'ampoule rectale (Voy. fig. 3).

Les TUBES DE MALPIGHI de la larve d'*Acherontia atropos* présentent des digitations latérales peu après la division du tronc principal en trois rameaux, c'est-à-dire dès leur arrivée sur les parois de l'intestin moyen. Ces cæcums latéraux sont très accentués, surtout sur les parties de l'organe qui entourent l'intestin terminal : là, ils affectent la forme de petits ramuscules cylindriques insérés perpendicutairement au tronc principal (Voy. fig. 2, *tm*, *c* et *vi*).

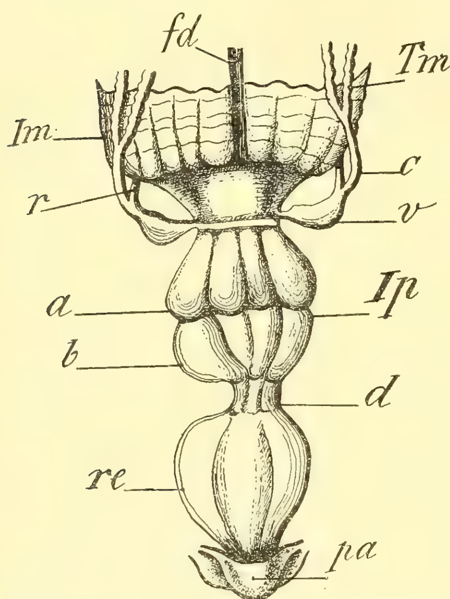


Fig. 3. — Embouchure des tubes de Malpighi et intestin postérieur de la Chenille d'*Acherontia atropos*. — *Im*, région postérieure de l'intestin moyen qui se continue par une pointe conique jusqu'au point d'insertion des tubes de Malpighi *Tm*; *c*, canal commun des deux tubes urinaires supérieurs ; *r*, canal malpighien passant sous l'intestin moyen ; *v*, réservoir urinaire ; *Ip*, intestin terminal, comprenant les régions *a*, *b*, *d*, et *re* ; *pa*, plaque sus-anale.

Comme chez toutes les larves, la partie terminale de chaque faisceau malpighien est impaire. Elle s'insère extérieurement immédiatement au-dessus du sillon annulaire qui marque l'origine de l'intestin postérieur ; mais l'orifice interne appartient à cet organe et se trouve situé en arrière de la valvule annulaire, à bords frangés, qui, en arrière, sert de limite à l'intestin moyen. Le conduit impair, tout d'abord cylindrique (Voy. fig. 3), ne tarde pas à se dilater pour former une

sorte d'ampoule ou réceptacle urinaire piriforme. L'ampoule se continue par un tube court et large, qui donne une première branche appliquée sur la paroi inférieure de l'intestin moyen. L'autre rameau se dirige en avant ; il ne tarde pas, à son tour, à se bifurquer en deux branches qui parcourent la face supérieure intestinale moyenne.

Chez le *Sphinx convolvuli* L., les *tubes de Malpighi* présentent une disposition un peu différente de celle que nous avons signalée chez la larve du *Cossus* et chez un certain nombre de Lépidoptères adultes (Voy. Pl. XII, fig. 3). Ils vont s'ouvrir, non pas à l'extrémité postérieure de l'intestin moyen, mais bien à une certaine distance de cette région, sur une portion intestinale rétrécie et cylindrique présentant à peu près 2 millimètres de longueur. La région distale de cette partie de l'intestin présente une sorte de bourrelet annulaire, sur lequel viennent déboucher les tubes urinaires. Les deux troncs latéraux forment, avec l'axe intestinal, un angle de 25 à 30° environ. Ils sont larges, cylindriques et peuvent être considérés comme des sortes de réceptacles rénaux. A 2 millimètres environ de leur embouchure, les deux canaux se bifurquent et donnent deux branches, dont l'une, l'inférieure, se dirige vers le bas et passe sous l'intestin moyen. Le rameau supérieur s'applique sur la paroi supérieure intestinale et se divise immédiatement en deux branches qui décrivent de nombreuses circonvolutions. Ces branches, arrivées vers la partie moyenne de l'intestin, se recourbent et prennent une direction postérieure. Dans la région de l'intestin moyen, les *six* tubes de Malpighi (provenant des deux divisions successives des deux troncs latéraux) se pelotonnent, s'enchevêtrent et forment par places un lacis presque inextricable, entourant la partie terminale du tube digestif et s'avançant même jusque vers l'orifice rectal. La structure morphologique de ces organes varie suivant les régions considérées. Dans leur premier tiers, pendant qu'ils suivent une direction antérieure, ils affectent une forme à peu près cylindrique ; mais, après s'être dirigés en arrière et avoir atteint la moitié antérieure de l'intestin moyen, ils deviennent variqueux. On voit apparaître alors de petites bosselures latérales, des cæcums hémisphériques de distance en distance ; puis, peu à peu, ces bourrelets latéraux

augmentent en nombre et en volume, deviennent cylindriques, tantôt courts, tantôt plus ou moins longs, donnant ainsi à chaque tube une apparence nettement moniliforme (Voy. Pl. XII, fig. 3). Dans la région de l'intestin terminal, vers l'extrémité postérieure du corps, les canaux paraissent hérissés latéralement de petites digitations cylindriques, dont la hauteur est supérieure au diamètre du tube, et placées perpendiculairement à ce dernier. Ces éminences latérales sont dues uniquement, ainsi que le prouvent des coupes transversales, à des évaginations digitiformes de la cavité interne des tubes urinaires.

La coloration de ces organes varie également suivant les régions : dans la partie antérieure, cylindrique, leur teinte est légèrement blanchâtre, tandis que dans la région irrégulière et à appendices latéraux, ils sont colorés en jaune plus ou moins foncé.

Arctiidæ (Voy. Pl. X, fig. 2.) — Le *tube digestif* des larves de *Spilosoma fuliginosa* L. et de *Spilosoma menthastri* Esp., comme celui des Hétérocères appartenant à la famille des Arctiidæ, est droit et ne dépasse pas la longueur du corps de la chenille. L'organe est remarquable par le grand développement de l'ampoule rectale et le mode d'embouchure des tubes de Malpighi (Voy. Pl. X, fig. 2).

Le *pharynx* est étroit, infundibuliforme et situé en arrière des mandibules. Il est suivi d'un *œsophage* assez court, étroit et cylindrique. Le reste de l'*intestin antérieur* comprend une région dilatée, tuberculeuse, plissée antérieurement et correspondant au jabot de l'adulte. La cavité de l'organe est limitée par une mince membrane chitineuse, portant des soies cornées, disposées suivant certaines lignes irrégulières, surtout abondantes au sommet des replis. Ces soies sont généralement simples, mais parfois ramifiées à leur sommet.

L'*intestin moyen* débute par un bourrelet antérieur qui dépasse latéralement le diamètre œsophagien. Ce bourrelet porte un certain nombre de digitations arrondies, séparées par des dépressions longitudinales peu profondes (Voy. Pl. X, fig. 2). La séparation des deux parties intestinales apparaît donc très nettement à l'extérieur. Les caractères internes sont également marqués par un orifice circulaire, plus étroit que le reste de la

cavité digestive. A la suite de cet orifice vient une valvule en forme de manchon, qui s'avance dans la cavité de l'intestin moyen. Cette valvule a environ 2 millimètres de longueur et se termine par une ouverture à bords plissés. Entre la valvule et les parois intestinales existe un espace annulaire assez étroit.

Le reste de l'*intestin moyen* est large, cylindrique et ne décrit aucune sinuosité. Il traverse la région abdominale de la larve, recouvre le système nerveux, les glandes séricigènes; puis, arrivé vers son quart postérieur, il diminue sensiblement de diamètre et se termine par une dépression circulaire qui marque l'origine de l'intestin terminal.

C'est dans cette dépression que viennent déboucher les *tubes de Malpighi*. Ces organes vont s'ouvrir dans une vésicule ovoïde, sorte de réservoir urinaire, de 1 millimètre environ de diamètre, suivie d'une partie tubuleuse courte qui traverse les parois intestinales et débouche dans l'intestin terminal. Les deux orifices sont opposés et situés aux deux extrémités d'un

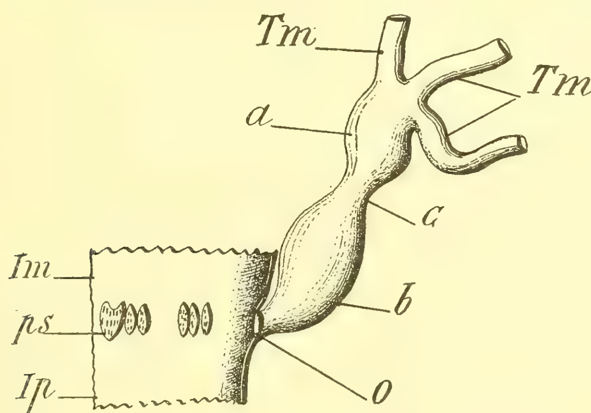


Fig. 4. — Embouchure des tubes de Malpighi de *Spilosoma fuliginosa* L. — *Tm*, tubes de Malpighi, au nombre de trois de chaque côté; *a* et *b*, les deux renflements du réservoir urinaire, réunis par une partie tubuleuse plus étroite *c*; *o*, orifice du réservoir urinaire à l'origine de l'intestin terminal *Ip*; *ps*, plage sétigère, comprise entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur.

même diamètre. Extérieurement et en avant, la vésicule se continue par un tube étroit, suivi d'une partie sphérique, de laquelle naissent trois canaux malpighiens (Voy. fig. 4). Il existe donc, chez les larves, *six* tubes de Malpighi, groupés en deux faisceaux *de trois* tubes.

Ces organes, tout d'abord cylindriques et incolores, se dirigent en avant, en s'appliquant à la surface de l'intestin moyen (Voy. pl. X, fig. 2). Ils changent ensuite de direction, reviennent en arrière, prennent une teinte blanc laiteux, et affectent une disposition progressivement irrégulière, variqueuse et moniliforme des plus caractéristiques. De plus, ils contractent, avec l'intestin terminal, une adhérence très étroite, grâce à la présence d'innombrables filaments trachéens.

L'existence de nombreux cristaux d'urates qu'on peut recueillir, soit dans les tubes, soit dans le réservoir ovoïde terminal, ne permet pas de douter de la fonction urinaire de ces organes.

L'origine de l'*intestin postérieur* (Voy. Pl. X, fig. 2) est marquée par une zone circulaire, comprenant un certain nombre de plaques sétigères internes, de forme et de dimensions très variables. C'est entre ces plaques que sont situés, en deux points opposés, les deux orifices des réservoirs urinaires. L'organe comprend une région antérieure, courte et cylindrique et une partie postérieure large, allongée et fusiforme. Les parois de cette dernière (*rectum*) sont très épaisses, plissées intérieurement et tapissées par une puissante *intima* chitineuse.

Tubes de Malpighi. — Ces organes ne présentent, dans le genre Arctia (*Arctia caja* L.) aucune particularité remarquable quant à leur insertion autour de l'intestin. Ils décrivent de nombreuses sinuosités vers la région abdominale postérieure et portent d'innombrables digitations, très accentuées. Leur partie initiale est à peu près cylindrique et n'affecte aucune dilatation ampulliforme comme chez beaucoup de Bombycides et de Sphingides. D'autre part, les trois tubes urinaires prennent naissance à peu près au même point, à la partie antérieure du canal excréteur impair.

Chez les larves de *Nemeophila plantaginis* L., les vaisseaux malpighiens sont également sinueux et portent, sur tout leur parcours, de nombreux renflements hémisphériques latéraux, comparables aux cæcums des espèces précédentes.

Chez la larve de *Pleretes matronula* L., les *tubes de Malpighi* sont disposés, comme dans tous les cas, en deux groupes de faisceaux de trois tubes chacun. Deux des tubes de chaque

groupe sont appliqués contre la face supérieure de l'intestin moyen et l'autre sur la face inférieure du même organe (Voy. fig. 5).

La partie impaire de chaque faisceau comprend une vésicule ou réceptacle urinaire ovoïde ou piriforme (*Ru*), à parois généralement minces et parcourues par des faisceaux de fibres transverses externes et obliques internes. Le réceptacle se continue par un court tube proximal qui, après avoir traversé la paroi intestinale, va déboucher à l'origine de l'intestin postérieur, un peu en arrière de la valvule qui sépare ce dernier de l'intestin moyen (Voy. fig. 5; B,*o*).

En avant, le réceptacle se prolonge par une partie large et

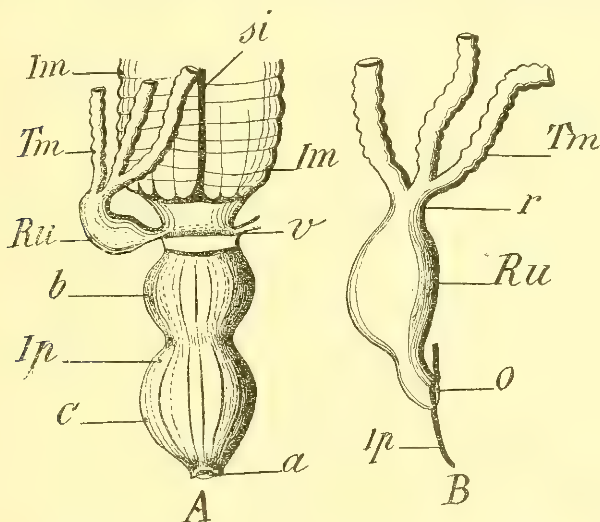


Fig. 5. — A, Intestin postérieur et B, mode d'embouchure des tubes de Malpighi de la larve de *Pleretes matronula* L. — *Im*, portion terminale de l'intestin moyen, avec sillon longitudino-dorsal *si*; *Tm*, faisceau de *trois* tubes de Malpighi et réservoir collecteur (vessie urinaire) *Ru*; *Ip*, intestin postérieur, avec ses deux renflements *b* et *c*; *a*, anus; *o*, orifice urinaire.

aplatie, de laquelle se détache le tube de Malpighi qui se dirige sous l'intestin moyen. Le second tube, très court, provenant de la première bifurcation, se ramifie bientôt et produit les deux tubes malpighiens (*Tm*) appliqués sur les parois intestinales moyennes. Ajoutons que la vésicule et toute la partie impaire de l'appareil urinaire sont étroitement appliquées, par l'intermédiaire d'innombrables filaments trachéens, aux

parois de l'extrémité terminale de l'intestin moyen et de l'appendice conique qui lui fait suite (Voy. fig. 5, A).

Des deux tubes supérieurs, l'un occupe l'axe de la paroi dorsale intestinale et l'autre est situé non loin de son bord externe.

La branche dorsale interne est sinueuse, d'un teint mat et présente des boursouflures ou évaginations latérales, courtes, coniques ou hémisphériques, donnant à l'organe une apparence variqueuse ou moniliforme. Arrivé vers le milieu de l'intestin moyen, le tube interne se recourbe et se dirige en arrière, en demeurant toujours appliqué contre la paroi intestinale. Le tube externe, avant de se recourber, se dirige plus avant. Les deux branches descendantes sont sinueuses, bosselées par des éminences latérales dues à des évaginations de la lumière interne. Leur couleur est d'un blanc laiteux et leur contenu renferme de nombreux cristaux d'urates et d'acide urique. Vers l'extrémité postérieure de la cavité abdominale, les vaisseaux malpighiens s'enchevêtrent et forment un lacis de tubes entourant étroitement l'intestin terminal.

Au point de vue de la coloration, les branches ascendantes ont une teinte blanc pâle. Les branches descendantes ont, au contraire, une couleur blanchâtre plus ou moins foncée, parfois lactescente. Leurs évaginations latérales sont plus accentuées que dans la moitié antérieure de l'organe : elles sont courtes, hémisphériques, donnant ainsi aux tubes une apparence variqueuse. Le contenu cristallin, traité par l'acide chlorhydrique, n'est nullement dissous et les cristaux conservent la finesse et la netteté de leurs contours.

C'est surtout autour de l'intestin terminal, en avant de l'ampoule rectale, que les vaisseaux malpighiens forment une sorte de manchon treillissé, adhérant étroitement à l'organe digestif. C'est également dans cette région qu'ils ont une teinte blanc laiteux si caractéristique et qu'ils renferment de nombreux cristaux d'acide urique. L'abondance du contenu est telle que, chez une Chenille de *Pleretes*, nous avons pu recueillir plusieurs décigrammes de matériaux excrétés.

Cossidæ. — L'appareil digestif du *Cossus ligniperda* Fabr. a été décrit et figuré, en 1762, par Lyonet (*Traité anatomique de la Chenille du bois de Saule*). Les figures 1 et 2 de la

planche XIII de son ouvrage, d'une exécution parfaite, représentent l'organe vu sur ses deux faces.

Le tube digestif, dit-il, est un canal continu qui descend en ligne droite de la bouche jusque près de l'anus. L'auteur divise l'œsophage en trois parties ou régions : l'antérieure, l'intermédiaire et la postérieure. Chacune de ces parties est décrite avec une précision et un luxe de détails infinis.

Quand on ouvre l'intestin perpendiculairement à la ligne d'insertion de l'œsophage et du ventricule, on voit, dit Lyonet, que la tunique interne descend dans la cavité même de ce viscère, revient ensuite sur elle-même, remonte autant qu'elle était descendue, fait un repli contraire, paraît en dehors et devient le commencement du ventricule.

Le *ventricule* commence un peu au-dessus de la quatrième division où finit l'œsophage et se termine à la dixième division. Il est plus ou moins plissé, suivant son état de plénitude ou de vacuité, et est au moins sept fois plus long que large. Sa capacité surpasse celle de l'œsophage et des gros intestins. La partie antérieure est large et parcourue par des plis longitudinaux qui diminuent à mesure qu'ils se rapprochent de l'intestin. L'extrémité postérieure s'ouvre dans un large conduit qui a à peine un tiers d'anneau de longueur et que l'auteur appelle le *gros intestin*, dont l'origine est presque aussi large que l'extrémité du ventricule. Sa région postérieure est sensiblement plus étroite; elle est terminée par un sphincter capable d'intercepter, au besoin, la communication de cet organe avec le suivant.

Depuis ce sphincter, on voit se continuer, en droite ligne, un vaisseau qui n'est guère moins gros et moins court que le précédent et qui se termine par une enveloppe charnue, de forme singulière : c'est le second gros intestin de Lyonet. Il est suivi d'un canal, de moitié plus étroit, qui a bien un anneau et demi de longueur et qui se termine près de l'anus : l'auteur lui donne le nom de troisième gros intestin.

Les canalicules que nous appelons actuellement, chez les insectes, *tubes de Malpighi* sont dénommés *intestins grêles* par Lyonet. Il n'est cependant pas absolument certain qu'ils le soient, dit-il, car il ne serait pas impossible que ces vaisseaux

eussent un autre usage, tel que celui de préparer et répandre ensuite, dans le second gros intestin, un suc équivalent à celui que la vésicule du fiel et le pancréas répandent dans le duodénum.

Pour montrer dans quels détails minutieux est entré Lyonet, pour la description du tube digestif tout entier, disons qu'il a compté les muscles rencontrés au cours de ses dissections, et que leur nombre s'élève, pour l'œsophage, le ventricule et le gros intestin, à 2186.

Chez la larve de *Zeuzera aesculi* L., le TUBE DIGESTIF comprend un *intestin antérieur* court et tubuleux, suivi d'un *intestin moyen* large et volumineux. Ce dernier se différencie nettement du précédent par sa coloration et surtout par sa structure. Ses parois sont épaisses, fortement musculaires et présentent, principalement dans sa moitié antérieure, une série de bourrelets transversaux, séparés par des sillons parallèles très accentués. Ces plissements sont moins nombreux et deviennent de moins en moins apparents au fur et à mesure qu'on s'approche de l'extrémité postérieure.

L'espace compris entre l'intestin moyen et l'intestin antérieur est marqué par la présence d'une dépression circulaire, de laquelle part une volumineuse valvule en forme de manchon, pénétrant dans la cavité de l'intestin moyen. La longueur de cette valvule dépasse 4 millimètres et son diamètre est bien inférieur à celui de l'intestin moyen. Le bord libre valvulaire est plissé et circulaire.

L'*intestin terminal* est droit et court. Ses parois sont entourées par les nombreux replis des tubes de Malpighi qui forment, dans la région médiane, un lacis adhérent et inextricable.

Tubes de Malpighi. — Le conduit impair de chaque faisceau malpighien se termine au sommet d'un petit bourrelet conique qui émerge d'une dépression comprise entre deux plissements (Voy. Pl. X, fig. 7). Ces plissements longitudinaux irréguliers parcourent l'intestin terminal dans toute sa longueur et se terminent, en avant, à un bourrelet valvulaire, marquant la limite de séparation des deux parties de l'intestin (*Va*). Dans la première partie de leur trajet, les *tubes de Malpighi* sont à peu près cylindriques ; dans la deuxième, leur diamètre

augmente progressivement, et on voit peu à peu apparaître, de distance en distance, de petits renflements latéraux. Ces renflements, arrondis ou coniques, augmentent peu à peu en nombre et finissent par couvrir toutes les parois latérales du tube. Finalement, les vaisseaux malpighiens deviennent moniliformes et présentent l'apparence d'une corde à nœuds. Des coupes transversales ou longitudinales nous montrent, très nettement, que ces boursouflures latérales ne sont que des évaginations des parois de l'organe, ayant pour but d'augmenter sa surface, et par conséquent sa puissance excrétrice. Ces renflements affectent des formes multiples : ce sont tantôt de simples éminences coniques ou hémisphériques, tantôt de petits diverticules courts et arrondis, tantôt des bourrelets claviformes et fongiformes, sessiles ou faiblement pédiculés, etc...

La structure interne des évaginations est la même que celle du reste du tube.

Dans cette région, la teinte de l'organe est d'un vert plus ou moins foncé.

L'adhérence de ces tubes à la surface de l'ampoule rectale est telle qu'il est très difficile de les détacher sans déterminer une déchirure des parois intestinales.

Liparidæ (Voy. Pl. X, fig. 3). — *L'appareil* digestif de la larve de *Cnetocampa processionea* L., est droit et occupe l'axe de la cavité générale. L'*intestin antérieur* est de couleur blanchâtre et sa partie médiane ou *œsophage* présente, vers le milieu de sa longueur, un renflement ovoïde (Voy. Pl. X, fig. 3). Il est parcouru extérieurement par des stries longitudinales assez fortement accusées. La paroi œsophagienne interne est recouverte par une épaisse cuticule chitineuse portant des soies de même nature et de couleur foncée. Ces soies sont beaucoup plus abondantes au voisinage de l'intestin moyen.

A la limite de l'œsophage et du canal intestinal moyen se trouve une valvule tronconique, à large orifice tourné en avant et pénétrant dans l'axe de l'intestin moyen à la façon d'un manubrium de Méduse (Voy. fig. 6). L'orifice postérieur est étroit et limité par un rebord irrégulier et muni de *cinq* petites languettes triangulaires, dont les bords libres se

rejoignent à l'état de repos, fermant ainsi hermétiquement l'orifice de communication œsophago-intestinal (Voy. fig. 6, *v*).

Les parois externes de la valvule se continuent avec celles de l'intestin moyen. La lamelle interne, au contraire, n'est que la continuation de l'*intima* chitineuse de l'œsophage et présente de petites striations longitudinales superficielles. Elle porte un grand nombre de petites soies cornées, simples, de teinte brunâtre, élargies à leur base et très effilées à leur sommet. Ces soies (Voy. fig. 6, *sc*) sont irrégulièrement disposées et sont surtout très abondantes vers la région antérieure de l'organe.

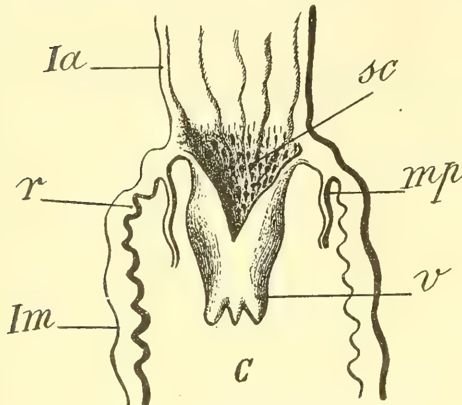


Fig. 6. — Coupe demi-schématique antéro-postérieure, passant à l'origine de l'intestin moyen (Chenille de *Cnetocampa processionea*); *Ia*, intestin antérieur; *Im*, origine de l'intestin moyen, avec ses plissements épithéliaux internes *r*; *mp*, membrane péritrophique; *v*, valvule œsophagienne; elle a été fendue à son origine pour montrer ses replis internes et son revêtement sétigère *sc*; *c*, cavité intestinale moyenne.

Les fonctions de la valvule sont évidentes : elle a pour but d'empêcher la marche rétrograde des aliments vers l'œsophage pendant les mouvements péristaltiques intestinaux. En effet, quand l'intestin moyen se contracte, les substances alimentaires exercent une pression sur les parois valvulaires et rendent ainsi l'occlusion de l'orifice hermétique.

L'*intestin moyen* (Voy. Pl. X, fig. 3) a près de 4 millimètres de diamètre. Ses parois sont épaisses et parcourues transversalement par des sillons plus ou moins profonds, séparés par des bourrelets parallèles, lui donnant une apparence mamelonnée. Son extrémité antérieure porte une couronne de tubercules plus ou moins accentués, dus à des évaginations de sa cavité interne. A la face dorsale, se trouve une forte dépression longitudinale, parcourue par un double faisceau musculaire. Pareille disposition existe à la face ventrale. Les dépressions latérales sont cependant beaucoup moins accentuées. En

arrière, l'organe se rétrécit brusquement et se continue par un tube cylindrique jusqu'au point d'embouchure des *tubes de Malpighi*.

Chez la larve de *Cnetocampa pityocampa* Borowski, l'intestin moyen présente de nombreuses boursouflures circulaires, séparées par des sillons parallèles. Son extrémité postérieure se rétrécit brusquement et se continue par un tube cylindrique dont le diamètre égale le tiers de celui de l'intestin moyen (Voy. fig. 7). Une première valvule circulaire et plissée limite, en avant, l'appendice tubuleux et une deuxième le sépare, en arrière, de l'intestin terminal. C'est entre ces deux valvules internes que viennent s'ouvrir les deux vésicules urinaires. Leurs orifices sont opposés et munis d'un petit bourrelet produit par un plissement de la membrane interne. Cette partie cylindrique peut donc être considérée comme un appendice de l'intestin postérieur.

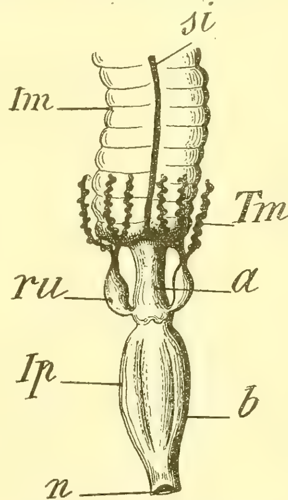


Fig. 7. — Intestin terminal et insertion des tubes de Malpighi (larve de *Cnetocampa pityocampa*). — *Im*, intestin moyen ; *Ip*, intestin terminal, avec ses deux régions *a* et *b* ; *Tm*, tubes de Malpighi, variqueux à partir de leur embouchure ; *ru*, réservoir urinaire.

L'*intestin terminal* de *Cnetocampa processionea* commence à une valvule interne, en arrière de laquelle viennent déboucher les deux conduits urinaires. Il présente, sur son trajet, un renflement ovoïde antérieur, suivi d'une dilatation ou ampoule rectale (Voy. Pl. X, fig. 3).

Les **Tubes de Malpighi** ont leur embouchure à l'origine de l'intestin postérieur (Voy. fig. 7). Les réservoirs urinaires sont ovoïdes et à parois épaisses. Leur extrémité distale est tubuleuse : elle se bifurque tout d'abord et donne une branche inférieure et un tronc qui passe au-dessus de l'intestin et fournit les deux rameaux supérieurs. Les branches sont sinueuses et présentent de nombreuses dilatations latérales, plus ou moins accusées suivant la région où on les observe. Ces boursouflures sont produites par des évaginations du canal interne :

elles sont courtes, hémisphériques et donnent à l'ensemble du tube l'apparence d'une corde à nœuds. De plus, contrairement à ce qui se présente chez beaucoup de larves, les cæcums latéraux prennent naissance dès l'origine des tubes de Malpighi, à partir de leur bifurcation, au-dessus de la vésicule urinaire (Voy. fig. 7).

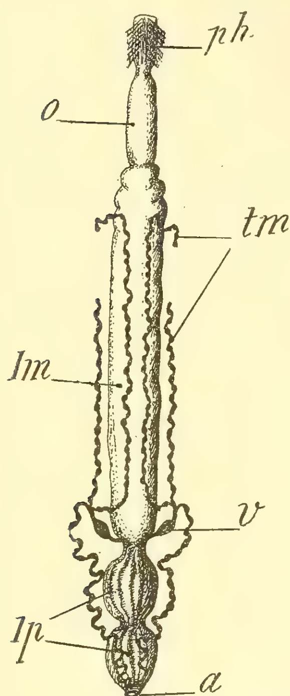


Fig. 8. — Ensemble de l'appareil digestif de la Chenille d'*Io Irene*. — *ph*, pharynx ; *œ*, œsophage ; *Im*, intestin moyen ; *Ip*, intestin postérieur ou terminal ; *a*, orifice anal ; *tm*, tubes de Malpighi, au nombre de *six*, groupés en deux faisceaux de trois tubes chacun. Ces organes présentent des tubérosités de distance en distance, et ont une apparence variqueuse ou moniliforme. Les trois tubes, de chaque côté, vont déboucher dans une vessie urinaire *v*, de laquelle part un court conduit efférent (urètre).

Saturnidæ (Voy. Pl. XI et XII, fig. 1, 4 et 5). — Le tube intestinal de la Chenille d'*Io Irene* est un organe rectiligne, présentant à peu près la même disposition anatomique que celui des autres Chenilles et Papillons (Voy. fig. 8).

Le *pharynx* est très court, infundibuliforme, élargi en avant et rétréci en arrière. Sur ses parois viennent se fixer de nombreux faisceaux musculaires dilatateurs, déterminant, par leurs contractions, l'ouverture de l'organe (Voy. Pl. XI, fig. 4 et Pl. XII, fig. 1).

Ces faisceaux, disposés en plusieurs assises, sont situés, les uns à la face dorsale et les autres sur les faces latéro-inférieures ; aussi, peut-on les grouper en muscles dilatateurs supérieurs et en dilatateurs inférieurs du pharynx.

L'*œsophage* est tubuleux, mais légèrement dilaté vers son extrémité postérieure, à son point d'union avec l'intestin moyen (Voy. Pl. XI, fig. 4).

C'est dans cette région que la cavité de l'organe présente un léger rétrécissement suivi d'une sorte de bourrelet annulaire interne, très court, disposé en forme de manchon, pénétrant

légèrement à l'extrémité antérieure de la cavité de l'intestin moyen et jouant ainsi le rôle de *valvule œsophagienne*. Cette dernière a pour fonction d'empêcher la marche rétrograde des aliments de l'intestin moyen vers l'œsophage.

L'origine de l'intestin moyen est également marquée extérieurement par la présence de bourrelets glandulaires, disposés circulairement et ne présentant que deux solutions de continuité : l'une à la face dorsale et l'autre ventralement. Cette ceinture glandulaire (*b*) est constituée par des culs-de-sac ovoïdes ou sphériques, plus ou moins réguliers, pourvus d'une cavité limitée par de hautes cellules sécrétrices, s'ouvrant directement dans l'intestin moyen (Voy. fig. 9).

La même disposition se retrouve, de même, dans le tube digestif de toutes les larves de Lépidoptères que nous avons disséquées. On peut donc la considérer comme une formation générale. Diverses larves appartenant à d'autres groupes d'Insectes (les Diptères entre autres), portent également, à l'origine de l'intestin moyen, des diverticules semblables, mais beaucoup plus développés, dont l'ensemble est désigné par les auteurs sous le nom de proventricule.

L'*œsophage* (Voy. Pl. XI et XII, fig. 1, 4 et 5) n'est, ainsi que nous l'avons vu, que la continuation du pharynx. Il présente, dans la larve que nous étudions, une partie cylindrique antérieure, très courte, un renflement médian, ovoïde, peu accentué, suivi d'une région postérieure boursouflée qui s'attache à l'intestin moyen (Voy. fig. 9). Ses parois internes sont plissées et recouvertes d'une cuticule plus mince que celle du pharynx. L'assise chitinogène est composée de cellules aplaties. La musculature est constituée par quelques fibrilles annulaires internes auxquelles sont superposées plusieurs assises de muscles circulaires.

L'*intestin moyen* a la forme d'un volumineux tube cylindrique présentant, à son origine, les bourrelets transversaux glandulaires dont nous venons de parler (Voy. fig. 8 et 9). Les faces dorsale et ventrale de l'organe sont parcourues par deux dépressions longitudinales peu profondes (Voy. fig. 8, *ba*). Contre les parois intestinales sont appliqués, dorsalement, les tubes de Malpighi, et latéralement les glandes séricigènes. Son

extrémité postérieure s'amincit et se continue par un court mais large pédicule, à la suite duquel vient l'intestin terminal.

C'est à la limite de ces deux organes que viennent déboucher deux tubes qui sont les canaux excréteurs des organes de Malpighi. Leurs orifices sont généralement situés, chez la plupart des larves des Lépidoptères, aux deux extrémités d'un même diamètre ; mais, pour le cas qui nous occupe, ils sont placés un peu dorso-latéralement. Ces conduits communiquent avec une vésicule ou réservoir ovoïde, continué par un canal très court, qui se ramifie et donne naissance à trois vaisseaux urinaires longs, flexueux et moniliformes (Voy. fig. 8). Il existe donc *six* tubes de Malpighi, groupés en deux faisceaux latéraux.

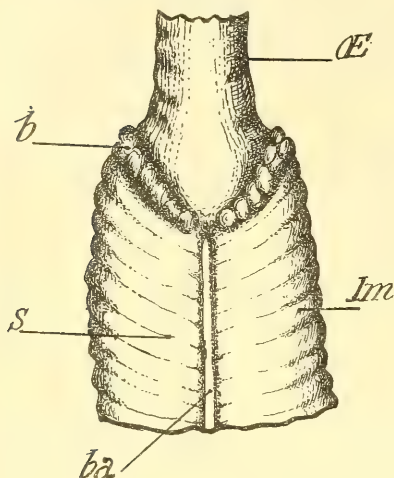


Fig. 9. — Région postérieure œsophagienne et extrémité antérieure de l'intestin moyen de la Chenille d'*Io Irene*. — *Œ*, œsophage ; *Im*, intestin moyen ; *b*, tubercules glandulaires entourant l'extrémité antérieure de l'intestin moyen et interrompus seulement sur les lignes dorsale et ventrale ; *ba*, dépression longitudino-dorsale. A la face ventrale existe un pareil sillon.

L'*intestin terminal* comprend une dilatation ovoïde antérieure, suivie d'un rétrécissement tubuleux, à la suite duquel vient l'ampoule rectale. Le tout est parcouru par des stries longitudinales peu profondes.

Cymatophoridæ. — L'*appareil digestif* de la larve d'*Asphalia flavicornis* L. ne présente aucun caractère spécial, et sa morphologie externe est comparable à celle des espèces précédentes. Comme chez les Saturnides, on trouve, à l'origine de l'intestin moyen, un bourrelet annulaire, formé par une série de tubercules arrondis, provenant d'évaginations intestinales.

Les *tubes de Malpighi* sont très sinueux, mais ne présentent qu'un très petit nombre de tubercules latéraux. Leur cavité renferme d'innombrables cristaux octaédriques d'acide urique.

Souvent même, l'intérieur des cellules est rempli de cristaux isolés ou associés en mâcles.

Notodontidæ, (Voy. Pl. X, fig. 4). — L'intestin de la larve de *Pygaera curtula* L. est droit et présente, à sa surface, peu de sinuosités. L'œsophage est cylindrique, plissé intérieurement et tapissé par une intima chitineuse de couleur brunâtre.

L'*intestin moyen* débute par un petit bourrelet circulaire formé de tubercules hémisphériques. A l'origine intestinale, se trouve une valvule circulaire, en forme de manchon, appendue dans l'axe de l'organe. Son extrémité postérieure porte également un bourrelet annulaire, en arrière duquel viennent déboucher les *tubes de Malpighi*. Ces derniers, comme dans tous les cas, débutent, de chaque côté, par un tronc impair, suivi d'une dilatation vésiculaire, en avant de laquelle partent les vaisseaux urinaires. Chaque tube est sinueux, irrégulier, moniliforme et porte, de distance en distance, de nombreux tubercules ou bourrelets latéraux.

L'*intestin postérieur* est plus étroit que le précédent; ses parois sont plissées et présentent, en arrière, une dilatation constituant une sorte de poche rectale.

Chez la larve de *Phalera bucephala* L., l'ensemble de l'appareil digestif ne présente aucune particularité digne d'être signalée. L'*intestin moyen* porte, à son origine, un certain nombre de tubercules disposés circulairement. Ses parois externes présentent des sillons transversaux étroits, séparés par des bourrelets parallèles. On remarque également, à sa surface, *quatre* dépressions longitudinales : deux latérales et deux dans le plan médian vertical ; ces deux dernières sont les plus accentuées ; elles sont toutes parcourues par des faisceaux musculaires longitudinaux (Voy. fig. 10, *a*). Une valvule annulaire interne sépare les deux intestins moyen et terminal.

Le rectum a la forme d'une volumineuse poche ovoïde, sillonnée, d'avant en arrière, par *six* dépressions correspondant à des bourrelets internes très accentués.

Les TUBES DE MALPIGHI de la larve de *Phalera bucephala* sont longs, sinueux et présentent des dilatations latérales donnant à l'organe une apparence moniliforme et variqueuse. Ils se prolongent, en arrière, jusqu'à l'ampoule rectale, sur les parois

externes de laquelle ils s'appliquent étroitement et font corps avec elle.

La *vésicule urinaire* (Voy. fig. 10, b; *Ru*) est assez volumineuse et caractéristique. Elle est de forme ovoïde et mesure 2 millimètres dans le sens antéro-postérieur et $1^{mm},5$ transversalement. Un pédicule postérieur (*p*) la rattache à l'origine de l'intestin terminal. En avant, elle se prolonge par une partie cylindrique, de laquelle se détache le tube de Malpighi placé sous l'intestin (Voy. fig. 10, *in*). Les deux tubes de Malpighi

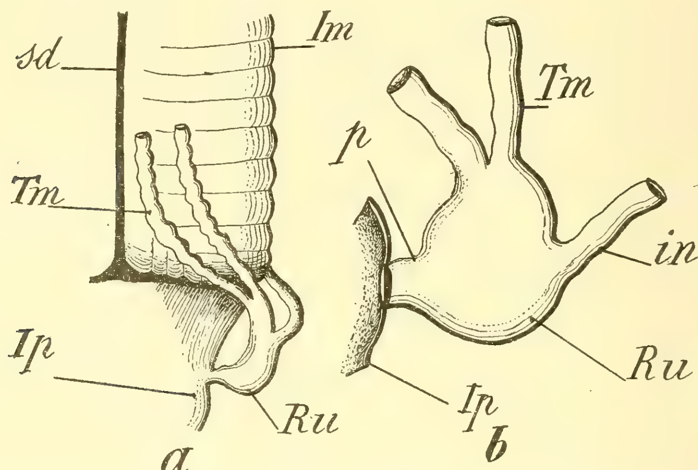


Fig. 10. — Réservoir urinaire et partie terminale des tubes de Malpighi de *Phalera bucephala* L. — *a*, partie terminale de l'intestin moyen *Im* et origine de l'intestin postérieur *Ip.*; *sd*, sillon médian dorsal; *Tm*, tubes de Malpighi, avec vessie urinaire *Ru*; *b*, embouchure des vaisseaux urinaires *Tm* dans le réservoir collecteur *Ru*; *p*, pédicule du réservoir et *in*, tube malpighien inférieur.

supérieurs proviennent de la division d'un tronc commun, court, large et de forme rectangulaire.

Chez le *Stauropus fagi*, le tube digestif présente à peu près les mêmes caractères que chez les espèces précédentes (Voy. Pl. X, fig. 4).

L'*intestin moyen* est large, plissé transversalement par de profonds sillons séparés par des bourrelets parallèles. Il porte, dans le sens longitudinal, quatre sillons dont les deux médians sont les plus accusés et parcourus par deux gros faisceaux musculaires. D'autre part, l'organe tout entier est entouré par les glandes séricigènes, très volumineuses, qui recouvrent toute

sa face dorsale et y tracent de profondes et larges dépressions obliques et transversales.

L'*intestin terminal* (Voy. Pl. X, fig. 4) comprend une partie cylindrique antérieure, suivie d'une région élargie et fusiforme, constituant l'*ampoule rectale.*

Les TUBES DE MALPIGHI de la Chenille du *Stauropus* sont irréguliers, très sinueux et présentent, dans la partie médiane de leur trajet, des bosselures latérales, en général peu accusées. Ils vont déboucher, de chaque côté, dans une vésicule large, à face externe convexe, et interne légèrement concave. Ce réceptacle urinaire se continue par un court appendice tubuleux qui va s'ouvrir à l'origine de l'intestin terminal (Voy. Pl. X, fig. 4, *Tm* et *Ru*).

Noctuidæ. — Le *tube digestif d'Hadena monoglypha* Hufn. (Voy. Pl. X, fig. 1 et 6), est rectiligne et surtout caractérisé par la minceur de ses parois qui sont, en outre, dépourvues de boursouflures et de tubercules latéraux.

L'*œsophage* se termine dans l'intestin moyen par une valvule tubuleuse à bords libres frangés.

L'*intestin moyen* a la forme d'un long sac à parois lisses. Dans son intérieur, se trouve la *membrane péritrophique*, sorte de sac dans lequel sont emprisonnés les aliments et qui empêche le contact direct de ces derniers avec l'épithélium intestinal. Cette membrane prend naissance près du point d'insertion de la valvule œsophago-intestinale et se termine à l'extrémité postérieure de l'intestin moyen. L'organe s'amincit presque brusquement, et c'est dans la partie étranglée que viennent déboucher les tubes de Malpighi (Voy. Pl. XI, fig. 1).

L'*intestin postérieur* comprend deux dilatations ovoïdes, très caractéristiques ; le tout est recouvert par les vaisseaux urinaires qui forment, à la surface de l'organe, un vaste réseau à mailles enchevêtrées de mille façons.

Les TUBES DE MALPIGHI de la Chenille d'*Hadena monoglypha* sont de couleur blanchâtre, très sinueux, mais absolument dépourvus d'évaginations et de tubercules latéraux, si nombreux et si caractéristiques des mêmes organes chez les espèces précédentes. Ils sont disposés en deux groupes de trois tubes chacun. La partie terminale de chaque groupe, ou faisceau, est impaire

et comprend une vésicule urinaire (*r*), piriforme ou ovoïde, présentant les dimensions suivantes : longueur, 1^{mm},5 et épais-1 millimètre (Voy. Pl. XI, fig. 6).

Son extrémité proximale se continue par un tube cylindrique, très court, qui va s'ouvrir à l'origine de l'intestin postérieur. Les parois de ce réceptacle sont minces, parfois plissées, et sa cavité interne contient de nombreux cristaux. Sa partie distale se prolonge par un tube un peu moins large que la vésicule et qui se bifurque tout d'abord, donnant ainsi un premier tube de Malpighi, et une seconde branche très courte. Cette dernière se divise à son tour en deux autres vaisseaux uriques (Voy. Pl. XI, fig. 6). Ces canaux sont très sinueux, mais dépourvus d'ampoules latérales. Leurs extrémités terminales s'appliquent sur les parois rectales et y contractent même des adhérences très étroites et très intimes.

Les divers vaisseaux, ainsi que le réceptacle et la partie impaire, contiennent d'innombrables cristaux, isolés ou associés, d'urates divers et d'acide urique.

Les *tubes de Malpighi* de la larve d'Agrotis (*Agrotis fimbria* L.) sont blancs, sinueux, mais ne présentent, au cours de leur trajet, ni étranglements, ni dilatations ovoïdes, ni cæcums latéraux cylindriques ou hémisphériques. Ils renferment de nombreux cristaux d'acide urique et d'urates.

Tortricidæ. — (Voy. Pl. XI, fig. 2 et Pl. XII, fig. 4). L'*appareil digestif* de la Chenille de *Carpocapsa pomonella* est très simple et présente à peu près les mêmes caractères morphologiques que celui des espèces précédentes. Il comprend : un *pharynx* élargi, très court ; un *œsophage* cylindrique, suivi d'une partie dilatée et ovoïde, fonctionnant probablement comme *jabot*. Dans cette région on constate, en effet, une accumulation de substances alimentaires.

L'*intestin moyen* est large et comprend les quatre cinquièmes environ de la longueur totale du canal intestinal (Voy. Pl. XI, fig. 2). Ses parois externes sont plissées et légèrement boursouflées. Les faces dorsale et ventrale sont, en outre, marquées chacune par un sillon longitudinal, contenant deux faisceaux musculaires. Cette région de l'organe présente, à ses deux extrémités, deux bourrelets transverses, plus ou moins épais et irréguliers.

L'*intestin terminal* débute par une partie tronconique, suivie d'une région cylindrique. C'est au point d'union de ces deux parties que vient déboucher, de chaque côté, le canal impair des tubes de Malpighi (Voy. Pl. XI, fig. 2).

La troisième partie intestinale postérieure est légèrement aplatie et entourée par les replis des vaisseaux urinaires. L'orifice anal est entouré par deux bourrelets latéraux et un bourrelet ventral.

Tubes de Malpighi (Voy. Pl. XII, fig. 4). — Contrairement à ce qui existe chez la plupart des larves des Lépidoptères, les Chenilles de *Carpocapsa* ne possèdent que *quatre* tubes de Malpighi, groupés en deux faisceaux de *deux* tubes chacun.

La partie impaire est courte (elle n'a que de 2 à 3 millimètres de longueur), cylindrique et va s'insérer un peu en arrière du bord terminal de l'intestin moyen, à 1 millimètre environ de ce bord. Ce canal se dirige obliquement par rapport à l'axe intestinal et se bifurque ensuite à sa partie distale, donnant ainsi deux vaisseaux malpighiens (Voy. Pl. XII, fig. 4). Ces derniers sont longs, blanchâtres, très sinueux et présentent une apparence variqueuse très nette. Les nodosités latérales sont courtes et hémisphériques. Avant de se bifurquer, le canal impair présente une légère dilatation (*r*), qu'on peut considérer comme une sorte de réceptacle rudimentaire.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Nous avons également étudié, au point de vue histologique, les diverses parties de l'appareil digestif des larves des Lépidoptères. Nos recherches sur les Chenilles d'*Io Irene* Boisduval, d'*Arctia caja* L., de *Pleretes matronula* L., d'*Acherontia atropos* L., de *Sphinx convolvuli* L., de *Carpocapsa pomonella* Fr. et de *Cnetocampa* peuvent être considérées comme générales et s'appliquer à l'ordre tout entier.

Cavité buccale et pharynx (larve d'*Io Irene* Boisduval). —

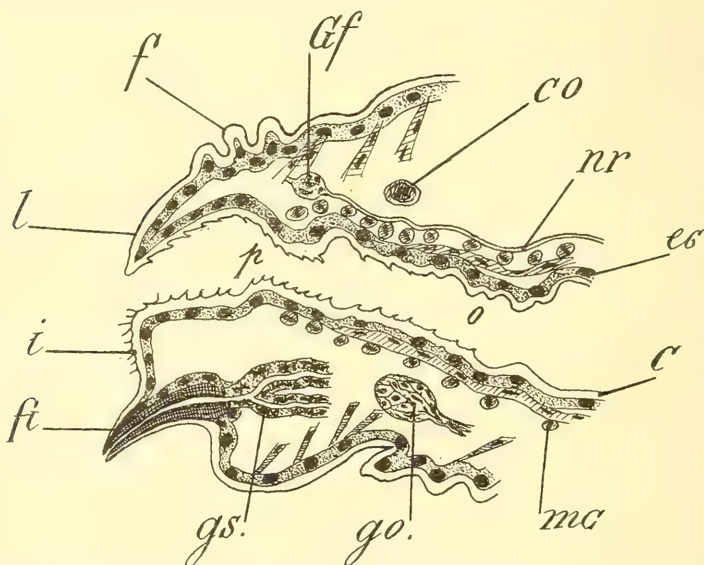


Fig. 11. — Coupe médio-verticale de la tête (larve d'*Io Irene*). — *l*, labre ou lèvre supérieure ; *f*, plaque frontale ; *i*. lèvre inférieure ou labium ; *fi*, filière ; *gs*, glandes séricigènes ; on n'a représenté que le canal commun, très court et les parties terminales des canaux excréteurs glandulaires ; *p*, pharynx ; *o*, première partie de l'œsophage ; *c*, intima chitineuse ; *ec*, assise chitinogène ; *mc*, musculature annulaire du pharynx et de l'œsophage ; *co*, commissure des ganglions cérébroïdes ; *Gf*, ganglion frontal ; *nr*, nerf récurrent ; *go*, coupe des ganglions sous-œsophagiens.

Intérieurement, la *cavité buccale* est recouverte d'une épaisse lamelle chitineuse plissée, qui se continue directement avec l'enveloppe cornée qui recouvre le corps tout entier de la

Chenille (Voy. fig. 11). Sur le bord libre de la membrane ou *intima* chitineuse *c*, se dressent, de distance en distance, de petits prolongements ou éminences coniques, recourbées en arrière et à pointe mince et acérée.

Au-dessous, vient l'assise épithéliale chitinogène *ec*, recouverte elle-même par une épaisse enveloppe musculaire formée surtout de faisceaux annulaires *mc*.

Les fibres longitudinales internes, peu nombreuses, vont se fixer sur l'intima du pharynx et de la cavité buccale, entre les cellules génératrices de la cuticule (Voy. fig. 11).

Le *pharynx* (Voy. Pl. XI, fig. 3 et Pl. XII, fig. 5), ou première partie du canal intestinal, est un tube infundibuliforme, très court ; il est surtout caractérisé par la puissance de son enveloppe musculaire annulaire externe et par l'épaisseur de sa cuticule chitineuse interne, très plissée. Cette dernière se continue directement avec celle de la bouche, qui n'est elle-même que le prolongement du revêtement cuticulaire externe.

En partant de l'extérieur, on trouve successivement les assises suivantes :

1° Une épaisse couche *musculaire circulaire* (Voy. fig. 12, *mc*), comprenant un certain nombre d'assises et recouverte extérieurement par une très mince membrane péritonéale.

2° Quelques faisceaux musculaires longitudinaux (Voy. fig. 12, Pl. XI, fig. 3 et Pl. XII, fig. 5), peu abondants et surtout localisés à la base des replis que forme l'épithélium interne.

3° Une mince lamelle conjonctive, membrane basilaire ou *propria* (*mb*), qui sert de support à l'assise cellulaire chitinogène.

4° L'épithélium chitinogène (*ep*, fig. 12 et *Ech*, fig. 5, Pl. XII), homologue à l'hypoderme du tégument externe, est composé d'une seule assise de cellules. Il est caractérisé par ses nombreux replis qui donnent à la lumière de l'organe une forme irrégulière et sinueuse. Les cellules sont aplaties, à parois latérales peu apparentes et à contenu protoplasmique granuleux extérieurement et légèrement strié du côté interne (Voy. fig. 12, *ep*). Chaque cellule contient un gros noyau *n*.

5° Enfin, vient, du côté interne, la cuticule ou *intima chitineuse*, très plissée et d'épaisseur variable (Voy. fig. 12, *c* et *ic*, et Pl. XII, fig. 5, *it* et *ie*). C'est au sommet des replis qu'elle

atteint son maximum d'épaisseur, tandis qu'elle est beaucoup plus mince et à parois parallèles au fond des dépressions comprises entre deux replis coniques ou simplement recourbés. Le sommet des replis porte généralement des denticules chitineux. On peut distinguer deux régions très nettes dans l'*intima* : une région interne, hyaline, transparente, compacte et non colorable par les réactifs, et une zone profonde à structure finement striée et se continuant, presque sans ligne de démarcation, avec le cytoplasme sous-jacent. Elle prend même, sous l'action des colorants, une teinte plus ou moins foncée. La séparation des deux zones n'est pas nettement caractérisée, et l'on passe insensiblement d'une région à l'autre (Voy. Pl. XI, fig. 3).

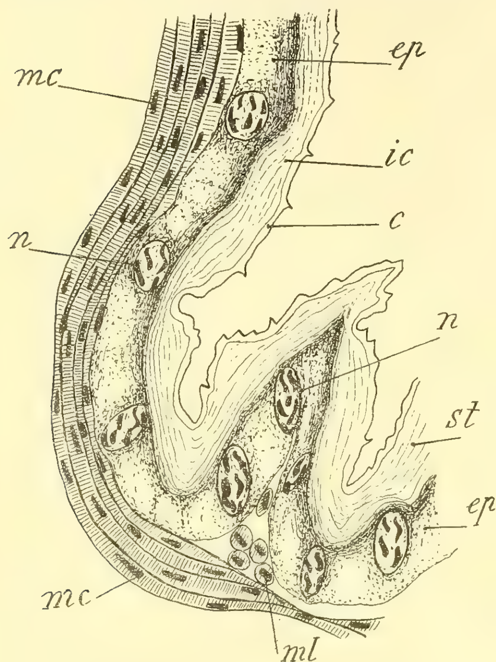


Fig. 12. — Coupe transversale de l'extrémité antérieure du pharynx de la Chenille d'*Io Irene*. On n'a représenté qu'une partie de la section. — *mc*, musculature circulaire, très épaisse, et comprenant un certain nombres d'assises ; *ml*, muscles longitudinaux, peu nombreux ; *ic*, *intima* chitineuse, épaisse et formée de deux zones : une région externe *st*, striée et lamelleuse, et une région interne *c*, compacte, mince, hyaline et portant, çà et là, de fines denticulations ; *ep*, épithélium chitinogène, à noyaux allongés *n* et entourés d'une masse protoplasmique compacte et fortement colorée par les réactifs.

Cette disposition en assises concentriques nous permet de considérer, dans le cas actuel, la *cuticule* ou *intima* interne comme résultant d'une solidification ou modification progressive de cytoplasme sous-jacent (Voy. fig. 12 et Pl. XII, fig. 5) et non comme due à un mode particulier de sécrétion des cellules de l'assise chitinogène.

Nous verrons, en effet, par la suite, qu'on est loin d'être

d'accord sur le mode de formation des membranes chitineuses.

Œsophage (Voy. fig. 13 et 14 et Pl. XI, fig. 5). — La structure de l'œsophage est à peu près semblable à celle du pharynx, avec cette différence toutefois que la cuticule chitineuse y est moins épaisse et y présente un plus grand nombre de replis, ainsi que l'indique la figure 5, Planche XI, qui est le dessin d'une coupe passant à peu près vers le milieu de l'organe (larve d'*Io Irene*). On a donc ici, comme pour le pharynx, les assises successives suivantes :

Une *intima* ou cuticule chitineuse interne (*i*, fig. 5, Pl. XI), très sinueuse ; une *assise épithéliale chitinogène* reposant sur une mince membrane basale (*mb* et *tp*) de nature conjonctive ; quelques *fibres musculaires longitudinales* (*ml*), localisées dans les replis, en arrière des cellules chitinogènes *ec* et *e*, et enfin une épaisse couche *musculaire circulaire* externe, formée par un certain nombre de faisceaux superposés (Voy. fig. 5, Pl. XI). Le tout est enveloppé par une mince membrane péritonéale.

Vers l'extrémité postérieure de l'œsophage, c'est-à-dire

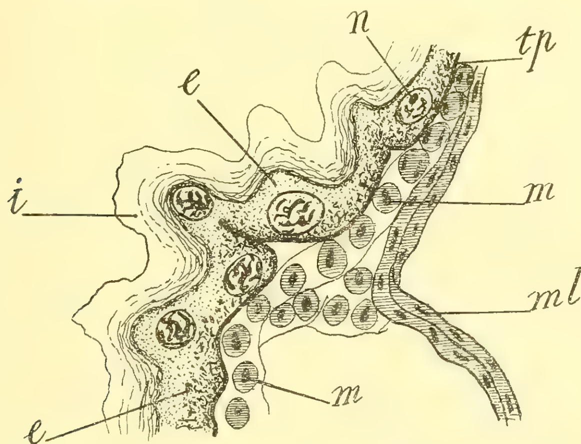


Fig. 13. — Coupe longitudinale (axiale) de l'extrémité postérieure de l'œsophage vers l'origine de l'intestin moyen (Chenille d'*Io Irene*). — *ml*, muscles longitudinaux; *m*, muscles annulaires, formant une assise très épaisse; *tp*, membrane basale (*propria*), servant de support à l'épithélium chitinogène *e*; *n*. noyaux; *i*, cuticule chitineuse comprenant deux zones : une interne, lamelleuse, et une externe, compacte et hyaline.

immédiatement en avant de l'intestin moyen, les muscles circulaires sont internes et la mince musculature longitudinale est placée à l'extérieur (Voy. fig. 13).

Indépendamment de la larve d'*Io Irene*, nous avons également étudié l'*œsophage* chez les Chenilles des espèces suivantes : *Sphinx convolvuli*, *Acherontia atropos*, *Cnetocampa processionea*, *Carpocapsa* et *Cossus*. Les différences observées portent uniquement sur des points de détails, tels que l'épaisseur de la lamelle chitineuse qui varie suivant les régions observées, le nombre plus ou moins grand des replis internes et l'épaisseur de l'intima. Cette dernière porte des denticules minces et courts (Voy. fig. 14, A et B), qui sont surtout abondants vers la région postérieure œsophagienne.

La figure 14 représente deux portions de coupes faites,

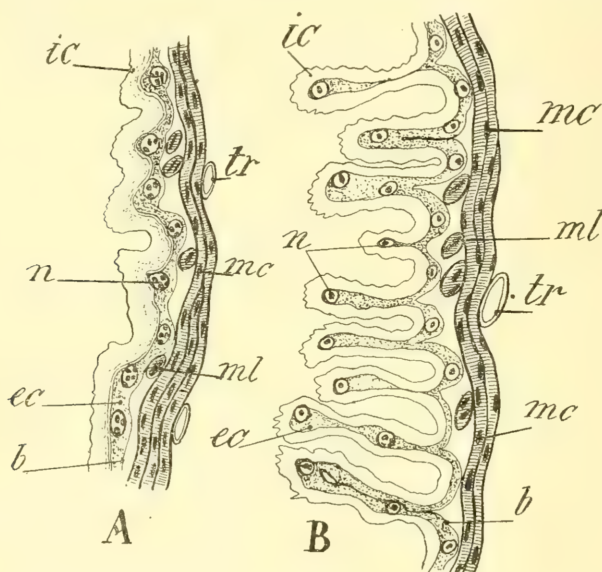


Fig. 14. — Coupe transversale d'une partie d'œsophage : A, *Acherontia atropos* ; B, *Cnetocampa processionea*. La coupe A passe vers le milieu de la région œsophagienne, et la coupe B a été faite un peu en avant de l'intestin moyen. — *ic*, intima chitineuse; *n*, noyaux de l'épithélium chitinogène *ec* ; la membrane basale *b* est très ténue; *ml*, muscles longitudinaux ne comprenant que quelques faisceaux isolés ; *mc*, musculature circulaire.

l'une (A) à travers la partie œsophagienne d'*Acherontia atropos*, et l'autre (B) vers l'extrémité postérieure du même organe chez *Cnetocampa processionea*. On voit que, chez la première chenille, la cavité œsophagienne est à peu près régulière, tandis que chez *Cnetocampa*, l'*intima* chitineuse présente de très nombreux replis. Dans tous les cas, on ren-

contre partout les mêmes assises, avec les mêmes dispositions. On trouve, en partant de l'extérieur : une très mince membrane péritonéale, une couche musculaire annulaire, quelques faisceaux de muscles longitudinaux ; une membrane basilaire très ténue, l'épithélium chitinogène et enfin la couche chitineuse ou cuticulaire interne (Voy. fig. 14, A et B).

Mode de formation de la cuticule. — Les histologistes ne sont nullement d'accord au sujet du mode de formation de la membrane cuticulaire ou *intima* chitineuse.

D'après Carnoy (1884), van Gehuchten (1890) et Balbiani (1890), les cuticules et les membranes cuticulaires ne sont pas des produits de sécrétion des cellules épithéliales sous-jacentes, mais proviennent de la différenciation, à la fois physique et chimique, du protoplasme de ces cellules.

En 1900, nous avons écrit (1), en faisant l'histologie du conduit éjaculateur du *Lucanus cervus* (V. *Annales des Sciences nat.*, *Zoologie*, 1re Série, T. XI, 1900) que l'épithélium chitinogène est formé par une simple assise de cellules cylindriques à gros noyau central. Leur protoplasme est granuleux vers la base, fibrillaire du côté interne. Dans cette région, en effet, les parois des cellules deviennent indistinctes et on a toutes les transitions entre le contenu cellulaire et la région profonde de la membrane chitineuse : ce qui tiendrait à prouver que *l'intima n'est pas une sécrétion, mais bien une différenciation du bord interne cytoplasmique cellulaire.*

Pour P. Vignon (*Thèse*, 1902), la cuticule de l'œsophage du *Tenebrio molitor* résulte d'une émission liquide et d'une condensation immédiate de chitine hors de la cellule. Il s'agit, dans certains cas, d'une fonte cellulaire complète, c'est-à-dire d'une transformation sur place du protoplasme en chitine. Dans le bec de la *Sepia*, la chitine est due à une modification sur place de l'ectoplasme cellulaire. Dans certains cas cependant (larves de *Chironomus*), il est difficile de dire si la chitine résulte d'une simple transformation *in situ* du cytoplasme ou bien d'une excrétion.

La question, comme on le voit, est loin d'être définitivement tranchée.

(1) L. Bordas : *Les glandes génitales mâles des Coléoptères*, 1900.

Enfin, il peut se former, d'après P. Vignon, des membranes cuticulaires à distance : tel est le cas, par exemple, de la *membrane péritrophique*. La chitine peut également s'appliquer sur un organe placé à une distance plus ou moins rapprochée et recouvrir ainsi les denticules de la *radula* chez les Mollusques ; elle peut aussi former des organes plus ou moins complexes. Parfois, elle se dépose à la surface de certains œufs et se durcit ensuite pour constituer leur coque. Pour ce qui est de la membrane péritrophique, deux opinions sont en présence, ainsi que nous le verrons bientôt, pour expliquer son mode de formation. Pour certains auteurs, elle provient d'une zone cellulaire spéciale placée au sommet de l'intestin moyen ; pour d'autres, au contraire, l'épithélium tout entier de l'intestin moyen concourt à sa production.

Valvule œsophagienne : structure histologique et fonctions physiologiques. — Nous avons vu précédemment que l'œsophage de la larve d'*Io Irene* ne se continue pas directement, du côté interne, avec les parois de l'intestin moyen, mais qu'il se prolonge dans l'axe de ce dernier, en forme de tube très court ou de manchon évasé que nous avons désigné sous le nom de **valvule œsophagienne**.

Nous avons rencontré une pareille formation valvulaire, plus ou moins développée, chez toutes les larves des Lépidoptères que nous avons étudiées : *Cnethocampa*, *Carpocapsa*, *Pleretes*, *Vanessa*, *Sphinx*, *Spilosoma*, *Pygaera*, *Cossus*, *Stauropus*, *Acherontia*, etc....

Nous avons également signalé cette disposition si particulière chez les Hyménoptères (1894 et 1905). On trouve, en effet, chez les *Apidæ*, *Vespidæ*, *Bombinæ*, etc,.. un appendice vermiforme, plus ou moins allongé suivant les groupes, faisant directement suite au gésier, occupant l'axe de la partie antérieure de l'intestin moyen, et qu'on doit considérer comme une valvule œsophagienne démesurément développée (Voy. *Appareil glandulaire des Hyménoptères* : Annales des Sciences nat., 1894).

De nombreux auteurs ont attiré l'attention des Zoologistes sur une pareille disposition anatomique dans plusieurs groupes d'Arthropodes.

Weismann l'a décrite chez les larves de *Musca vomitaria* et de *Sarcophaga carnaria* (1864) et Kowalevsky chez les Muscides (1887), Beauregard l'a désignée, chez les Vésicants, sous le nom de valvule cardiaque (1886). Schneider (1887) donne à la valvule œsophagienne le nom de trompe (Rüssel) et signale son existence chez lès *Chironomus*, *Corethra*, *Formica*, *Vespa*, etc... Mingazzini (1889) la représente également chez les larves des Lamellicornes phytophages.

Van Gehuchten (1890) en a fait une description anatomique et histologique complète chez la larve d'un Diptère (*Ptychoptera contaminata*). En 1894, nous avons aussi signalé et décrit cet organe, chez les larves et les Hyménoptères adultes, sous le nom d'*appendice vermiculaire*. Sadones chez les larves d'Ephémères (1896), Miall et Hammond (1900) chez les larves du *Simulium* et du *Chironomus*, Vignon (1902), etc..., ont également décrit et figuré ce prolongement de la paroi postérieure œsophagienne.

Structure histologique. — La structure histologique de la *valvule œsophagienne* présente à considérer à peu près les mêmes assises que l'œsophage.

Au-dessous du puissant anneau musculaire fonctionnant comme sphincter (Voy. fig. 15 et 16, *a* et *Sp*), on peut distinguer, en partant de l'intérieur, c'est-à-dire de la cavité valvulaire, les différentes assises suivantes :

1° Une couche interne qui comprend un intima (*i* et *ic*) et une assise épithéliale chitinogène (*e* et *ec*), qui ne sont, l'une et l'autre, que la continuation des couches similaires de l'intestin antérieur (Voy. fig. 15 et 16).

2° Des muscles circulaires, à fibres striées, prolongements directs de l'enveloppe musculaire annulaire de l'œsophage.

3° Des espaces lacunaires, plus ou moins étendus, dont l'ensemble constitue un sinus sanguin (*v* et *x*, fig. 16).

4° Une assise épithéliale externe à cellules aplaties, et 5° l'intima chitineuse, également extérieure, qui font directement suite à celles qui revêtent la face interne de la valvulve œsophagienne.

Les cellules de l'épithélium chitinogène externe se continuent insensiblement avec le groupe des cellules génératrices *p* de la

membrane péritrophique, éléments qui marquent le début de l'intestin moyen (Voy. fig. 15 et 16).

Indépendamment des cavités ou lacunes, généralement très étroites, situées vers l'extrémité libre de la valvule (*x*, fig. 16), nous avons rencontré également, chez la larve d'*Io Irene*, une

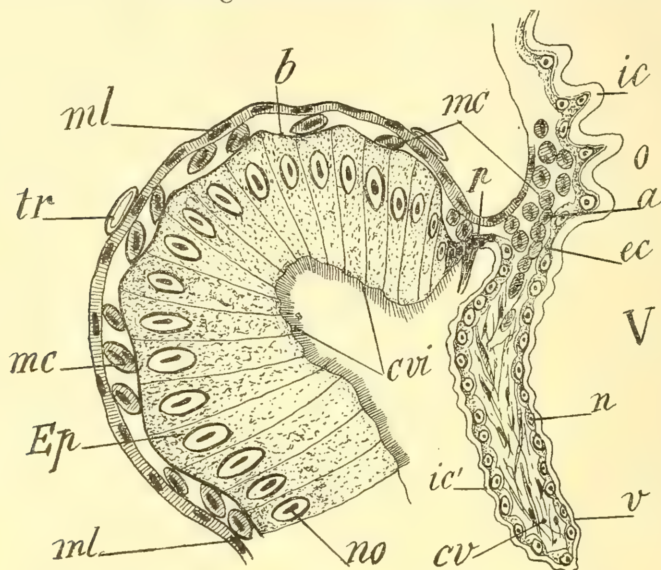


Fig. 15. — Coupe antéro-postérieure de l'origine de l'intestin moyen et valvule œsophagienne de Chenille de *Carpocapsa pomonella*. On n'a représenté que la partie gauche de la section. — *ic*, intima chitineuse, avec épithélium chitinogène *ec* et noyaux *n* ; V, cavité valvulaire ; *v*, section de la paroi gauche de la valvule œsophagienne : les deux faces sont sinueuses, recouvertes par l'*intima ic*', continuation de celle de l'œsophage ; au-dessous se trouve l'épithélium chitinogène aplati, avec noyaux *n* très apparents ; les deux faces de la valvule sont rapprochées et l'espace *cv* compris entre elles est comblé par du tissu conjonctif ; les lacunes sont rares ; *p*, origine de l'épithélium de l'intestin moyen (*cellules génératrices de la membrane péritrophique*) ; *Ep*, cellules ciliées de l'intestin moyen ; *mc*, muscles circulaires formant en *a* une sorte de sphincter ; *ml*, muscles longitudinaux ; *tr*, trachées ; *no*, noyaux de l'épithélium intestinal moyen ; *Cvi*, bordure ciliée.

lacune annulaire *v*, étroite, allongée et à section ovale, située au-dessous du sphincter œsophagien et limitée latéralement par la musculature annulaire interne et l'épithélium chitinogène externe (Voy. fig. 16).

De pareilles cavités, plus ou moins régulières, existent également dans les valvules œsophagiennes de la plupart des larves des Lépidoptères.

Chez la chenille de *Carpocapsa pomonella* (Voy. fig. 15), ces

lacunes sont extrêmement réduites et la valvule œsophagienne *v*, mince et plissée, est formée par un double repli de l'extrémité postérieure de l'œsophage ; ses deux faces sont très rapprochées l'une de l'autre et ne sont séparées que par du tissu conjonctif (*cv*).

Vers sa partie supérieure et non loin de son point d'attache avec l'œsophage, on voit apparaître quelques fibrilles annulaires qui deviennent très abondantes en *a*, vers l'origine de l'intestin moyen, formant ainsi, dans cette région, une sorte de sphincter. La figure 15 est la représentation de la partie gauche d'une coupe antéro-postérieure de l'extrémité initiale d'intestin moyen de *Carpocapsa*. Les deux faces de la valvule *v* sont sinueuses et recouvertes par une lamelle cornée (*ic* et *ic'*), qui n'est que le prolongement de celle de l'œsophage. Au-dessous de l'*intima* se trouve l'épithélium chitinogène (*ec*), aplati, avec noyaux (*n*) très apparents. Les deux faces de la valvule sont très rapprochées et l'espace (*c v*) compris entre elles est comblé par du tissu conjonctif.

Les lacunes et le sinus font à peu près défaut et, vers le point d'attache de l'organe, un certain nombre de faisceaux musculaires (*m c*) constituent une sorte de sphincter (en *a*).

L'épithélium chitinogène valvulaire se continue, vers le haut, par un groupe de cellules *a* (génératrices de la membrane péritrophique), qui marquent l'origine de l'intestin moyen (Voy. fig. 15).

C'est Van Gehuchten (1890) qui, le premier, a étudié, avec force détails, la structure histologique des cavités sanguines contenues dans la valvule œsophagienne de la *Ptychoptera contaminata*. Depuis cette époque, de semblables lacunes vasculaires ont été signalées chez diverses larves d'Insectes : c'est ainsi que Miall et Hammond, en 1900, ont décrit des espaces sanguins dans la valvule œsophagienne des larves de *Simulium* et de *Chironomus*.

D'après Van Gehuchten, les cavités sanguines de la *Ptychoptera* sont comprises entre la tunique musculaire et l'épithélium externe de la valvule cardiaque. Elles s'étendent sur toute la longueur de cette dernière, jusqu'au niveau de l'anneau musculaire. Les parois de ces cavités ne sont pas pleines ; elles

présentent, de distance en distance, des solutions de continuité permettant d'établir une libre communication entre les diverses lacunes. Le contenu de ces cavités n'est pas du protoplasme, mais bien une masse formée par de nombreux globules sanguins. Chaque globule contient une volumineuse vacuole

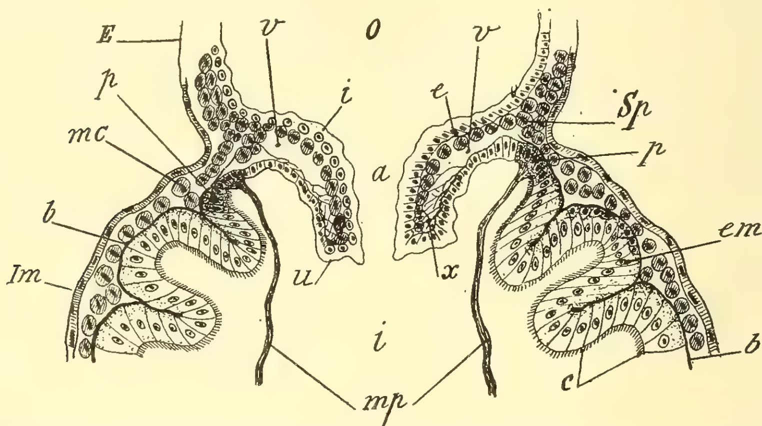


Fig. 16. — Coupe antéro-postérieure de la valvule œsophagienne et de l'origine de la membrane péritrophique (Larve d'*Io Irene*). — *E*, extrémité postérieure de l'œsophage et cavité œsophagienne *o*; *u*, valvule œsophagienne, courte et en forme d'entonnoir ou de manchon; *a*, sa cavité; *i*, cuticule chitineuse de la valvule et *e*, épithélium chitinogène; *v*, sinus sanguin et *x*, lacunes sanguines postérieures; *mc*, muscles circulaires formant en *sp* un anneau épais ou sphincter; *p*, cellules génératrices de la membrane péritrophique; cette dernière forme un long sac contenu dans l'intestin moyen *i*; *b*, membrane basale supportant l'épitélium *em* de l'intestin moyen; *c*, bordure ciliée en brosse.

qui refoule le noyau contre la membrane périphérique, donnant ainsi à l'élément l'apparence d'une cellule adipeuse. Ces lacunes de la valvule œsophagienne sont donc des cavités sanguines dont le contenu est du plasma sanguin coagulé.

Au point de vue *physiologique*, la valvule œsophagienne a surtout pour fonction d'empêcher la marche rétrograde des aliments de l'intestin moyen *i* vers l'œsophage *o* (Voy. fig. 15 et 16).

INTESTIN MOYEN

Dans l'étude histologique de l'intestin moyen, nous aurons à examiner successivement les parties suivantes : la *membrane péritrophique*, les *bourrelets glandulaires*, le *revêtement ciliaire*, l'*épithélium intestinal* et les *cryptes génératrices*.

Membrane péritrophique. — On trouve, chez la larve d'*Io Irene*, en arrière du point d'insertion de la valvule œsophagienne, une bande annulaire de cellules, de structure particulière, cylindriques et à contenu cytoplasmique granuleux, qui marquent l'origine de l'intestin moyen : *ce sont les cellules génératrices de la membrane péritrophique* (Voy. fig 15 et 16, *p*).

L'existence de cette membrane a été signalée, pour la première fois, par Lyonet (1672). Cet auteur, en effet, dans sa description du ventricule (intestin moyen) de la Chenille du *Cossus*, parle d'une production membraneuse qui paraît être le *Trichter* de Schneider, le *Funnel* de Miall et Hammond et la *membrane péritrophique* de Balbiani et des autres Entomologistes français.

« Ayant, dit Lyonet, noyé dans l'eau une grande Chenille qui paraissait parfaitement saine, je ne trouvai aucun aliment ni dans son ventricule, ni dans son gros intestin, mais je constatai *que toute la cavité interne du ventricule, d'un bout à l'autre, était tapissée d'une membrane blanchâtre qui se terminait précisément aux deux extrémités du viscère, sans qu'on en vît aucune trace, ni dans l'œsophoge, ni dans les intestins.* Cette couche était très adhérente au tégument intérieur du ventricule; elle avait beaucoup moins de consistance que les muscles et en avait plus que le corps graisseux. Vue à la loupe, elle paraissait crevassée en tous sens, mais surtout longitudinalement. On n'y découvrait au microscope aucun vaisseau, ni fibres, ni rien qui pût faire croire que c'était une partie organisée. Elle avait plutôt l'apparence d'une matière figée, mais figée avec régularité et qui avait été fournie par les pores du tégument intérieur du ventricule. Dans cette Chenille, les deux tuniques du ventricule, si l'on peut dire qu il y en avait deux, étaient si adhérentes qu'elles n'en formaient qu'une seule. » Il est hors de doute que Lyonet décrit là, pour la première fois, une membrane qui n'est autre chose que la *membrane péritrophique.* Cette sorte de sac intestinal interne, enveloppant les aliments, a été depuis rencontré chez un grand nombre d'Insectes, de Myriapodes et de Crustacés (*Cladocères* et *Cirripèdes*).

Ce n'est donc pas, comme l'a cru Schneider, Ramdohr qui, le premier, l'a découverte chez l'*Hemerobius perla.* Wagner l'a

signalée dans les larves vivipares des Cécidomyies. Plateau (1878) l'a décrite chez les Myriapodes, Schneider (1887) chez un grand nombre d'Insectes, Balbiani (1890) chez les Crytops, Van Gehuchten (1890) chez la larve de *Ptychoptera contaminata ;* Cuénot (1896) a confirmé son existence chez quelques Orthoptères; Miall et Hammond (1900) l'ont également signalée chez la larve du *Chironomus*, etc.

La *membrane péritrophique* est également présente chez les Diptères, et nous l'avons rencontrée chez les *larves des Lépidoptères*. On la trouve aussi chez les Thysanoures, les Fourmis, les Guêpes, chez quelques Gastéropodes (*Lymnées*, *Helix*, *Limax*), etc. Par contre, elle manque dans quelques groupes d'Insectes, tels que les Hémiptères, les Carabides, les Dytiscides, les Ichneumonides, les Cynipides, les Tenthrédinides, les Lépidoptères adultes, etc.

Origine de la membrane péritrophique. — Rien n'est encore moins définitivement établi que l'origine de cette membrane, enveloppant à la façon d'un sac les matières alimentaires contenues dans l'intestin moyen. Un grand nombre d'hypothèses ont été, du reste, émises sur cette question.

Pour Pagenstecher (1864), la *membrane péritrophique* est un produit de sécrétion des glandes salivaires. Metschnikoff (1866) la considère comme de nature chitineuse ; Plateau (1878) pense qu'elle est le résultat d'une sécrétion spéciale de l'intestin moyen ; Schneider (1887) voit en elle un prolongement direct de la cuticule interne de l'œsophage et pense qu'elle a pour but d'empêcher les particules alimentaires de se mettre directement en contact avec l'épithélium de l'intestin moyen. Il admet aussi qu'elle se régénère sans cesse vers la région œsophagienne. Plateau, Balbiani, Verson, Quajet, etc. considèrent la membrane péritrophique comme le résultat de la sécrétion de l'intestin moyen : ils croient qu'elle se forme à la surface des cellules épithéliales proprement dites et qu'elle représente leur cuticule (Voy fig. 16 et 18 *mp*).

D'après Van Gehuchten, la membrane péritrophique n'est nullement le prolongement de la cuticule œsophagienne; elle n'est pas, non plus, un produit de sécrétion des cellules de l'intestin moyen, puisque ces sécrétions sont liquides et qu'elles

se déversent directement dans l'espace circulaire libre existant entre cette membrane et l'épithélium. Il admet, au contraire, *que la membrane péritrophique est sécrétée par des cellules spéciales placées à l'origine du proventricule* (intestin moyen). Les sécrétions cellulaires passent dans la fente annulaire comprise entre la paroi propre intestinale et la face externe de la valvule œsophagienne. Ces sécrétions, d'après cet auteur, pourraient se condenser en une membrane continue qui, au niveau de l'embouchure de la valvule, s'appliquerait directement sur les matières alimentaires (Voy. fig. 15, 16 et 18).

Cette hypothèse est admise par Cuénot (1895) pour les Orthoptères, par Miall et Hammond (1900) pour les larves du *Chironomus*, etc.

Plus récemment, P. Vignon (*Thèse*, 1902) a fait de nouvelles recherches, après de nombreux auteurs, sur le mode de formation de la membrane péritrophique chez la larve du *Chironomus plumosus*. D'après lui, cette membrane est sécrétée, sous forme de chitine fluide, par les premières cellules de de l'intestin moyen (*cellules de la membrane péritrophique*, Voy. fig. 17, *cm*).

La nappe chitineuse forme un manchon qui se moule sur la mince cuticule de la paroi réfléchie de la valvule cardiaque. Elle est ensuite laminée entre deux bagues chitineuses (Voy. fig. 17) et se trouve entraînée, dans cet appareil, par suite de la tension que les aliments, renfermés dans le sac ou entonnoir péritrophique, exercent sur les parois de ce cylindre quand ils avancent dans l'intestin sous l'action de la *vis a tergo*.

Le laminoir comprend :

1° Une bague *chitineuse externe* qui est sécrétée par l'épithélium de l'intestin moyen, formant en ce point un cylindre parallèle à celui que produit la paroi réfléchie de la valvule cardiaque (Voy. fig. 17, *be*).

Cette bague *be*, épaisse, modérément dure, plus ou moins vacuolisée, est sécrétée à l'état liquide au travers des intervalles que laissent les bâtonnets de la bordure en brosse de l'épithélium (*ei*).

2° Une *bague chitineuse interne* (*bi*), très dure, portant une mince bague accessoire (Voy. fig. 17, *b*) qui joue le rôle du cuir embouti d'un piston, évite le décollement du manchon chitineux semi-fluide qui formera la membrane péritrophique et empêche, en outre, le reflux des aliments ou des liquides qui pénètrent librement entre la bague interne et la membrane péritrophique (*Mp*).

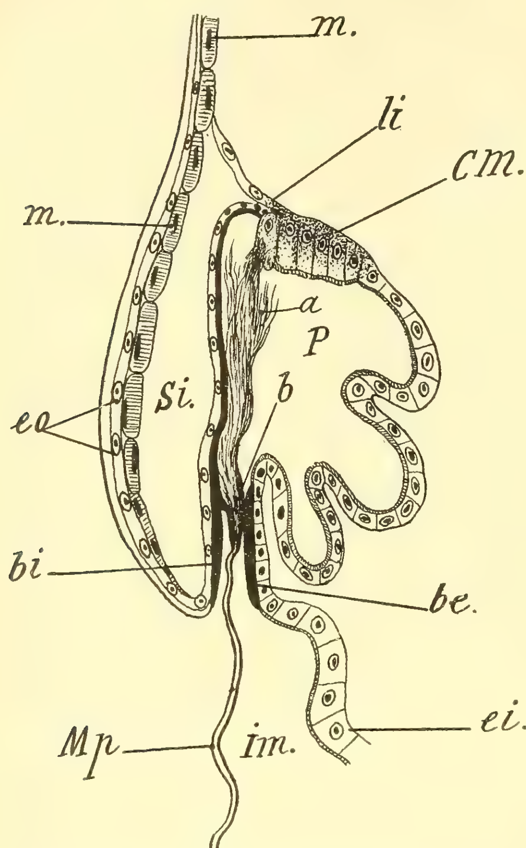


Fig. 17. — Partie droite d'une section longitudinale intéressant la valvule cardiaque et l'extrémité antérieure de l'intestin moyen de la larve de *Chironomus* (Fig. schématisée, d'ap. P. Vignon). — *eo*, épithélium de la valvule cardiaque, avec muscles circulaires *m*; *Si*, sinus sanguin creusé dans l'épaisseur de la valvule; *P*, proventricule, avec ses trois saccules inférieurs; *bi* et *be*, parois du laminoir annulaire servant surtout au parachèvement de la membrane péritrophique *Mp*. Cette membrane est secrétée, sous forme de chitine fluide *a*, par les premières cellules de l'intestin moyen (cellules génératrices *cm* de la membrane péritrophique); *be*, bague chitineuse interne et bague accessoire *b*. C'est entre ces deux bagues qu'est la minéela membrane péritrophique; ces deux bagues sont sécrétées par les cellules, en regard de l'épithélium *eo* et *ei*; *li*, origine de l'intestin moyen; les cellules-mères ou génératrices *cm* de la membrane péritrophique sont les premières cellules de l'intestin moyen.

Cette dernière est donc produite par une véritable sécrétion de *cellules-mères* spéciales de cette membrane (Voy. fig. 17, *cm*).

Dans cette figure, on a même représenté à part une de ces cellules, sur le bord libre de laquelle la chitine fluide s'écoule en nappe (*a*), à côté d'une grosse vésicule sarcodique.

LARVES DES LÉPIDOPTÈRES

a) LARVE D'IO IRENE. — Chez la larve d'*Io Irene*, nous avons constaté, à l'origine de l'intestin moyen, une bordure de cellules disposées circulairement et présentant une structure différente de celle du reste de l'épithélium intestinal. Ces cellules sont hautes, étroites, cylindriques et revêtues d'une bordure ciliée : *ce sont les cellules génératrices de la membrane péritrophique* (Voy. fig. 16, *p*). Elles contiennent un protoplasme finement granuleux, avec de nombreuses vacuoles entourant le noyau. Elles se continuent directement, presque sans ligne de démarcation bien apparente, avec l'épithélium chitinogène externe de la valvule œsophagienne. La transition est cependant moins brusque du côté des cellules intestinales (*em*), où on passe insensiblement d'une région à l'autre. La nature granuleuse du protoplasme, la présence de nombreuses vacuoles internes, celle de gouttelettes d'excrétion sur le bord des cellules et surtout le contact de la partie initiale de la membrane péritrophique avec cette zone, indiquent suffisamment l'activité sécrétrice et le rôle physiologique de ces éléments épithéliaux, qui *est de sécréter la membrane en question* (*mp*). On peut donc affirmer que, dans le cas actuel, *la production de la membrane péritrophique est due à la sécrétion d'une bande de cellules génératrices, marquant l'origine de l'intestin moyen, cellules modifiées et adaptées à des fonctions toutes spéciales*.

b) LARVES D'ACHERONTIA ATROPOS ET D'HADENA MONOGLYPHA. — Nous avons rencontré une disposition semblable chez la plupart des Chenilles des Lépidoptères que nous avons soumises à notre examen. La figure 18, en particulier, représente une section antéro-postérieure (partie droite) de la région valvulaire d'une larve d'*Acherontia atropos* ; *o* est la cavité postérieure de l'œsophage et *cv* la cavité valvulaire. Au point d'insertion de la valvule œsophagienne, existe un faisceau de muscles annulaires (*a*) fonctionnant comme sphincter. L'épithélium chitinogène externe de la valvule fait directement suite aux cellules de l'intestin moyen. A l'origine de ce der-

nier, existe une petite zone de cellules (*ci*) disposées circulairement, à protoplasme vacuolaire et finement granuleux, dont le bord est tapissé par de nombreuses gouttelettes d'excrétion : ce sont *les cellules génératrices de la membrane péritrophique* (n^1 et *mp*).

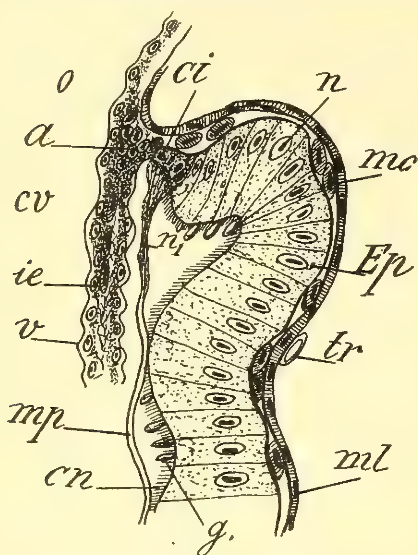


Fig. 18. — Coupe antéro-postérieure de la région valvulaire œsophagienne (Chenille d'*Acherontia atropos*). — *o*, cavité postérieure œsophagienne ; *cv*, cavité valvulaire, avec épithélium chitinogene interne *ie* ; *v*, section de la valvule ; *cn*, bordure ciliée en brosse ; *g*, globules de sécrétion suspendus au bord libre cellulaire ; *mc*, muscles circulaires et *ml*, muscles longitudinaux ; *a*, sphincter situé à l'origine de la valvule *v* ; *ci*, cellules génératrices de la membrane péritrophique n_1 et *mp*.

Le reste de l'intestin moyen est tapissé par de hautes cellulles bordées de cils, *cn*, entre lesquels se voient, çà et là, des gouttelettes (*g*) provenant de l'activité physiologique cellulaire.

Fonctions de la membrane péritrophique. — Cette membrane reçoit les aliments à leur sortie de l'œsophage. Ces aliments, imbibés tout d'abord par les sucs salivaires, ne tardent pas à subir l'action des liquides sécrétés par les parois intestinales. Les liquides digestifs, déversés en premier lieu dans l'espace annulaire compris entre les parois de la membrane et celles de l'intestin moyen, passent par osmose à travers la première et imbibent en définitive les substances alimentaires. D'autre part, un courant inverse du premier ne tarde pas à se produire. Les matières nutritives, dissoutes et assimilables, quittent ensuite le sac chitineux formé par la membrane péritrophique, sont saisies et englobées par les cellules absorbantes de l'intestin moyen (Voy. fig. 16 et 18, *em* et *Ep*).

Les résidus alimentaires passent, à la fin de la digestion, dans l'intestin terminal et sont, de là, expulsés au dehors. En disséquant des larves d'Insectes, nous avons rencontré fréquem-

ment le sac péritrophique gonflé par les aliments qu'on peut, de la sorte, enlever d'un seul bloc de la cavité intestinale.

La membrane péritrophique doit également servir, ainsi que l'a reconnu Schiemenz (1883), à protéger l'épithélium de l'intestin moyen contre les chocs et l'action mécanique des aliments durs et rugueux qui viennent de l'œsophage. Ces aliments peuvent ainsi traverser le canal digestif moyen et être expulsés au dehors sans avoir occasionné à l'organe la moindre lésion.

Bourrelets glandulaires. — Nous avons dit, au début de

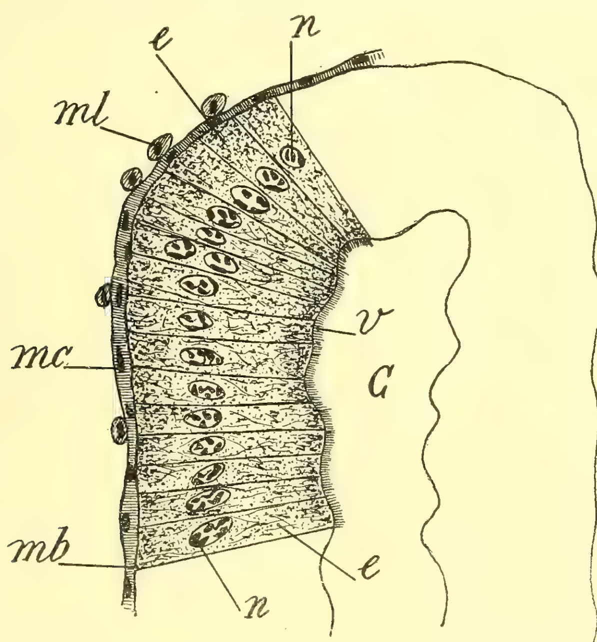


Fig. 19. — Coupe transversale de bourrelet glandulaire situé à l'origine de l'intestin moyen (larve d'*Io Irene*). — *ml* et *mc*, muscles longitudinaux et muscles circulaires; *mb*, membrane basilaire servant de support à l'épithélium sécréteur *e*. Ce dernier est formé par de hautes cellules cylindriques, à noyaux ovales *n* ; *v* bordure ciliée; *c*, cavité de la crypte s'ouvrant à l'extrémité antérieure de l'intestin moyen.

notre travail, en décrivant le tube digestif larvaire, qu'il existe, à l'origine de l'intestin moyen de la plupart des Chenilles de Papillons, un certain nombre de bourrelets, disposés suivant deux demi-cercles et ne présentant que deux solutions de continuité sur les lignes médio-dorsale et médio-ventrale. Ces bourrelets sont des sortes d'évaginations internes, irrégulières

et en forme de doigts de gant. Leur cavité s'ouvre dans le canal alimentaire par un petit pertuis. La structure des hautes cellules qui tapissent ces cryptes si caractéristiques permet de leur attribuer une fonction essentiellement sécrétrice (Voy. fig. 15, 18 et 19).

Une section transversale, faite dans ces bourrelets, permet d'y distinguer :

1° Une enveloppe musculaire externe composée de fibres longitudinales et de fibres circulaires (Voy. fig. 19, *ml* et *mc*).

2° Une membrane basilaire (*mb*), mince et de nature conjonctive, sur laquelle repose l'épithélium de la crypte.

3° Une assise de hautes cellules à bordure interne ciliée (*e*). Chaque cellule est à peu près cylindrique ; certaines ont cependant leur base élargie et leur sommet plus étroit. Le contenu cytoplasmique est granuleux extérieurement, vacuolaire autour du noyau et strié du côté interne. Les noyaux (*n*) sont généralement ovales. Enfin, le bord libre de l'assise épithéliale est recouvert d'une production ciliforme très caractéristique (Voy. fig. 18 et 19). Entre les cils, on voit fréquemment, sur le côté libre des cellules, de petites vésicules saillantes, arrondies ou pourvues de pédicules plus ou moins allongés. Ces pédicules s'étirent, s'amincissent, se rompent, et la vésicule ou globule, qui est un produit de sécrétion, tombe dans la cavité de la crypte (Voy. fig. 15, 18 et 19, *c*).

Bordure en brosse ou épithélium cilié de l'intestin moyen. — Les cellules qui forment les parois internes de l'intestin moyen sont hautes, cylindriques et se continuent directement avec les cellules génératrices de la membrane péritrophique. Ces dernières, qui marquent l origine de l'intestin moyen, sont, avons-nous dit, également cylindriques et contiennent un protoplasme sombre, finement granuleux et une bordure en brosse. Elles se continuent, par transitions insensibles, avec celles qui limitent la face externe de la valvule œsophagienne et n'en diffèrent que par l'absence d'un revêtement chitineux (*intima*) qui est, ici, remplacé par la bordure de cils.

La bordure en brosse, dont la notion, aujourd'hui classique, est universellement admise chez la plupart des Arthropodes,

est très caractérisque et bien développée à la surface épithéliale de l'intestin moyen des Chenilles des Papillons.

C'est Henle (1837), qui, le premier, décrivit un plateau recouvrant les villosités intestinales. En 1843, Gruby et Delafond considérèrent ce plateau comme un bourrelet transparent et, en 1856, Kölliker pensa que ces stries étaient dues à de nombreux canalicules traversant le plateau. Pour Bretauer et Steinach, les striations sont formées par des bâtonnets juxtaposés. Wiegandt (1860) et Dönitz (1864) émettent, quelques années plus tard, l'opinion que le plateau est un produit de sécrétion cellulaire.

D'après Heidenhain (1888), le plateau strié comprend deux parties : des bâtonnets ou prolongements directs du protoplasme et une substance homogène perforée, à travers laquelle passent les bâtonnets.

Leydig (1857) avait également signalé l'existence d'un plateau à la surface des cellules des tubes de Malpighi de certains insectes. Plus tard (1886), Frenzel parle de ce plateau dans les cellules hépatiques des Mollusques et décrit, à la surface de l'épithélium de l'intestin moyen des Insectes, une bordure composée de filaments très fins, très déliés, indépendants les uns des autres et à extrémités libres. De plus, il considère ce plateau ou bordure ciliée comme un simple organe destiné à protéger les cellules contre les lésions dues aux aliments ou à toute autre cause externe. Van Gehuchten (1890) admet cette même théorie quant à la fonction. Mais, d'après cet auteur, les filaments ciliaires s'insèrent, d'une part, sur une première membrane qui limite le protoplasme et, de l'autre, sur une très fine membrane externe. Il arrive même parfois, dit-il, que le plateau est double et que les longs et grêles filaments qui le constituent présentent, en leur milieu, un léger épaississement. Les épaississements des stries voisines se correspondent et sont reliés les uns aux autres par une trabécule transversale. Par leur ensemble, ces stries forment alors une ligne cont nue parallèle à la membrane basale et à la membrane externe du plateau. Parfois même, il paraît exister trois plateaux superposés.

Une pareille structure est erronée, et nous n'avons ren-

contré aucune disposition semblable chez les larves des Lépidoptères.

Histologie de l'intestin moyen (Voy. fig. 20, 21, 22 et Pl. XII, fig. 6). — La partie la plus importante des parois de l'intestin moyen est contituée par l'*épithélium*. Ce dernier est formé par des cellules cylindriques, assez allongées et reposant sur la *membrane basilaire* ou *tunica propria*, qui le sépare de la couche musculaire circulaire (Voy. fig. 20, 22, 23 et Pl. XII, fig. 6).

La face interne de l'épithélium est plus ou moins régulière et porte de nombreux globules d'excrétion suivant le degré plus ou moins grand d'activité physiologie de l'organe (Voy. fig. 20, 21 et 22, *g* et *sg*).

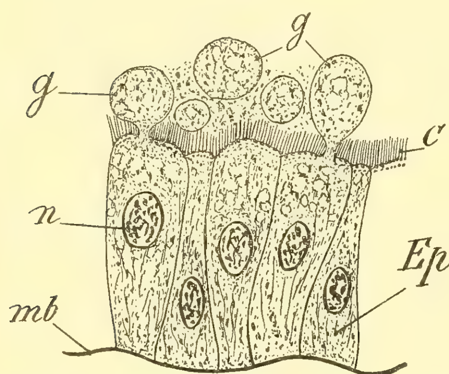


Fig. 20. — Portion de coupe de l'extrémité antérieure de l'intestin moyen (région des cæcums) de la larve de *Stauropus fagi*; *mb*, membrane basilaire; *Ep*, épithélium glandulaire avec noyaux *n*; *c*, bordure ciliée avec corpuscules basilaires; *g*, globules de sécrétion, dont les uns sont libres et d'autres encore fixés aux cellules par de minces pédicules.

D'autre part, on y remarque très nettement une bordure en brosse (*c*, fig. 20 et 21 et *ci*, fig. 22) constituée par des cils longs, minces, rigides, immobiles, implantés sur de petits corpuscules basilaires (bouton basal) situés sur la face libre de chaque cellule. De chaque bouton basal part un mince prolongement filamenteux ou racine ciliaire qui, après un court trajet, va se perdre dans la zone ectoplasmique interne, finement granuleuse, du cystoplasme cellulaire.

On peut voir très fréquemment, suivant le degré de l'activité sécrétrice de l'organe, toute une rangée de globules placés entre l'épithélium et la membrane péritrophique (Voy. fig. 20 et 21, *g*). Ces globules de sécrétion sont sphériques et de taille variable. De plus, la plupart d'entre eux sont encore rattachés aux cellules par des pédicules longs et grêles, ou courts et larges, se frayant un passage à travers la bordure ciliaire. Chaque globule,

ainsi que son pédicule, a une structure granuleuse et vacuolaire.

On peut, dans chaque cellule, considérer plusieurs régions protoplasmiques:

1° Une zone externe, en rapport avec la membrane basale (Voy. fig. 20, 21 et 22, *mb*), comprenant un protoplasme à stries radiales, très apparentes et fort nombreuses.

2° Une région médiane, entourant le noyau et constituée par un contenu hyalin et vacuolaire.

Enfin, 3°, vient, du côté interne, une zone finement granuleuse, comprise entre le noyau et la bordure ciliée (*ci* et *c*, fig. 20, 21 et 22 et fig. 6, Pl. XII).

Ainsi que nous l'avons signalé plus haut, on observe même, dans certaines régions, les différentes phases de l'activité sécrétrice et les modifications éprouvées par les éléments épithéliaux glandulaires. Ces derniers prennent des formes différentes de celles qu'ils ont à l'état de repos : ils deviennent étroits, cunéiformes, irréguliers et portent, appendus à leur bord interne, un grand nombre de globules ou vésicules d'excrétion, de formes et d'aspects divers : coniques, hémisphériques, piriformes, en massue, globuleux, etc... Certains globules sarcodiques sont même pourvus d'un col ou pédicule plus ou moins long, les rattachant aux cellules (Voy. fig. 20, 21 et 22, *sg* et *g*). Dans ce cas, la bordure en brosse (*ci* et *c*) est fort nette et les prolongements ciliaires très apparents et en forme de très fines baguettes.

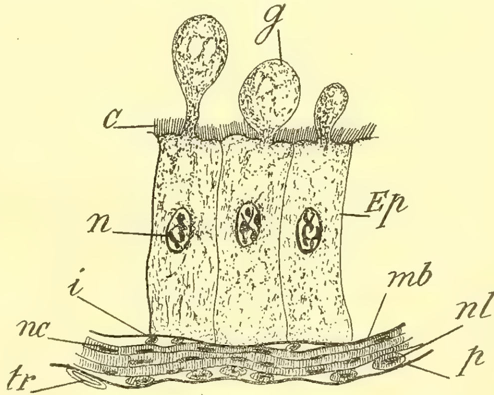


Fig. 21. — Coupe transversale d'une portion de la paroi d'intestin moyen (région médiane) de Chenille de *Cnetocampa processionea*. — *p*, membrane péritonéale; *tr*, trachée; *nl*, musculature longitudinale; *nc*, muscles annulaires; *i*, fibrilles longitudinales; *mb*, membrane basale supportant l'épithélium *Ep*; *n*, noyaux cellulaires; *c*, bordure ciliée. Entre les cils, se voient des gouttelettes de sécrétion *g* appendues aux cellules.

Ces dernières sont libres et fixées à la paroi externe cellulaire par un renflement ou bouton basilaire. L'ensemble de ces granulations donne à la paroi une apparence moniliforme (Voy. fig. 20, 21 et 22).

De chacun de ces corpuscules part, ainsi que nous l'avons déjà dit, un mince filament qui pénètre plus ou moins profondément dans le cytoplasme sous-jacent.

Le contenu des globules d'excrétion est souvent expulsé par une rupture de leur mince membrane d'enveloppe. Il tombe alors dans la cavité intestinale et se mêle aux cellules. Chaque cellule, après le phénomène sécrétoire, reprend, pendant quelque temps, sa forme initiale et l'acte physiologique recommence ; puis, les mêmes phénomènes se reproduisent ainsi dans le même ordre.

Dans d'autres cas, cependant, le pédicule s'étire, s'allonge, devient filiforme, se rompt finalement et laisse tomber dans la cavité intestinale, dans la gouttière limitée par la membrane péritrophique, le globule sécrété (Voy. fig. 20 et 21). On trouve, en effet, dans cette région, un grand nombre de globules (*gl*) de toutes formes et de toutes dimensions. Puis, la paroi cellulaire se referme jusqu'à l'apparition d'un nouveau produit de sécrétion.

La bordure ciliée constitue, pour les cellules, un revêtement protecteur : elle les garantit contre les lésions externes que pourraient provoquer les aliments. Mais ce rôle défensif est surtout dévolu, ainsi que nous l'avons constaté déjà, à la membrane péritrophique.

Les éléments épithéliaux, après avoir fonctionné pendant quelque temps, se détruisent, disparaissent, et leur noyau, complètement modifié, est expulsé avec les produits excrétés. Ils sont alors remplacés par des cellules nouvelles, provenant de l'évolution d'éléments plus jeunes (cellules ou noyaux générateurs) situés dans des cryptes (ou *nidi*) de régénération, abondantes surtout au fond des dépressions comprises entre deux bourrelets (Voy. fig. 22, *cg*).

Quant à la question concernant la genèse de ces éléments formateurs, elle n'est pas encore complètement élucidée.

Au cours de la sécrétion, le noyau paraît toujours conserver

à peu près sa même forme et ne subir que de légères modifications quant à sa structure. Il doit cependant prendre une certaine part et jouer un rôle plus ou moins actif dans l'acte physiologique sécrétoire, ainsi que nous l'avons constaté pour les glandes séricigènes et que certains auteurs l'ont observé pour les cellules à venin, cellules à enzyme (Launoy).

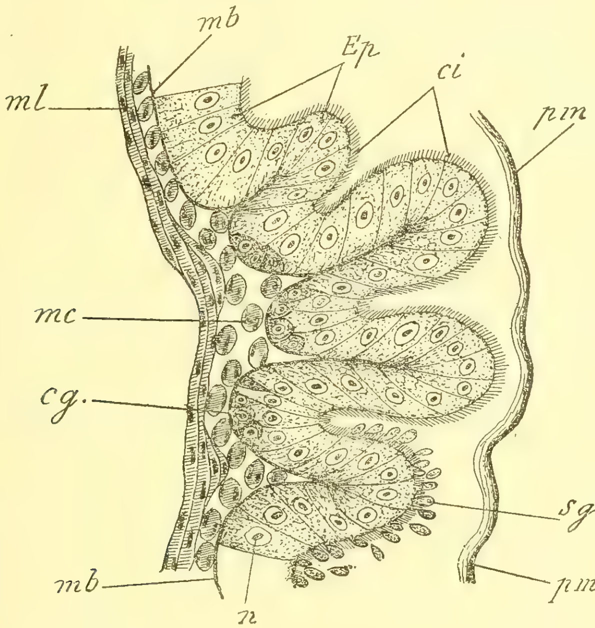


Fig. 22. — Section longitudinale (passant par l'axe) de l'intestin moyen de la larve d'*Io Irene*. La section a été pratiquée à peu près vers le milieu de l'organe. — *ml*, muscles longitudinaux; *mc*, muscles circulaires; *mb*, membrane basale (*tunica propria*) supportant l'épithélium intestinal *Ep*; *cg*, cellules génératrices situées au fond des cryptes; *ci*, bordure ciliée et corpuscules basilaires; *sg*, globules d'excrétion; *pm*, portion de membrane péritrophique.

Les produits sécrétés par l'épithélium intestinal ne sont pas directement mis en contact avec les aliments et en sont séparés par la *membrane péritrophique* (Voy. fig. 20, 21 et 22 et fig. 6, pl. XII), que nous avons déjà décrite et qui est sécrétée par les premières cellules de l'intestin moyen. Cette membrane constitue donc une espèce de sac recevant les matières alimentaires. Son rôle protecteur est évident : elle empêche les aliments de léser l'épithélium de l'intestin moyen.

Les liquides sécrétés par la paroi intestinale et les sub-

stances assimilables doivent donc traverser, par osmose et en sens inverse, cette membrane si caractéristique.

En dehors de l'épithélium, les parois de l'intestin moyen comprennent encore, en allant de dedans en dehors (Voy. fig. 21 et 22) :

1° Une membrane basale (*mb*), très mince et de nature conjonctive, sur laquelle reposent les cellules ;

2° De nombreux faisceaux musculaires circulaires (*nc*, *mc*), très abondants au fond des replis intestinaux ;

3° Des fibres longitudinales (*nl*, *ml*), disposées suivant deux ou trois assises superposées ;

4° Une très mince membrane externe (*membrane péritonéale*), enveloppant l'organe tout entier (Voy. fig. 21 et 23, *p* et *mp*).

Décrivons, avec un peu plus de détails, la *musculature*. Nous avons vu précédemment (Étude morphologique du tube digestif) que l'intestin moyen de la plupart des Chenilles des Papillons présente *quatre* dépressions longitudinales : une dorsale, une ventrale et deux latérales. Ces dépressions sont parcourues par deux cordons musculaires parallèles, adhérents par leur face interne. Ces cordons sont très volumineux chez les espèces suivantes : *Acherontia atropos*, *Phalera bucephala*, *Stauropus fagi*, *Cnetocampa*, *Spilosoma*, *Pleretes matronula*, *Sphinx convolvuli*, etc... La figure 23 est le dessin d'une coupe perpendiculaire à l'axe du canal intestinal moyen et passant à peu près vers le milieu de l'organe, chez la Chenille d'*Acherontia*. En partant de l'extérieur, on trouve successivement : une membrane recouvrante externe ou membrane péritonéale (*mp*) parcourue par de fines ramifications trachéennes (*tr*).

Le sillon dorsal est en partie comblé par deux gros cordons musculaires longitudinaux *ml*, à section circulaire ou légèrement polygonale. Chaque cordon est formé par un assemblage de faisceaux recouverts d'une mince enveloppe. Les divers faisceaux présentent, en section, une apparence cunéiforme, à base élargie externe, et à sommet aminci dirigé vers l'axe du cordon. Dans beaucoup de cas cependant, leur disposition est assez irrégulière et la coupe d'un cordon présente, dans son ensemble, l'aspect d'un carrelage (Voy. fig. 23, *ml*).

Au-dessous, se trouve une puissante *assise musculaire annu-*

laire (*mc*), formée par un grand nombre de faisceaux superposés et concentriques. La couche s'amincit cependant au-dessous des sillons, où elle se réduit à environ la moitié de son épaisseur primitive. Dans cette région, les fibres annulaires se tassent, s'amincissent et les plus externes vont se perdre à la base des gros cordons longitudinaux. Une mince membrane basilaire (*b*) vient s'appliquer contre la face interne de la musculature annulaire et supporte, en même temps, l'épithélium intestinal.

De distance en distance, on trouve, entre la basale et les

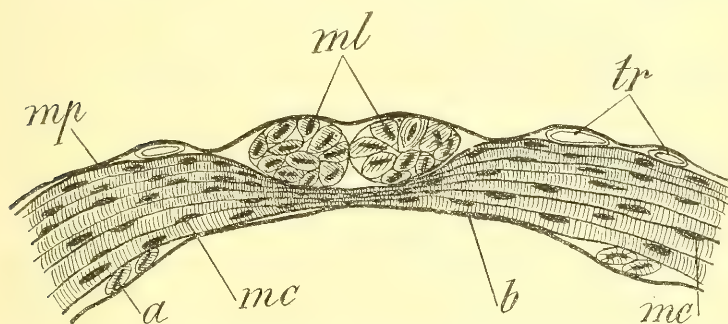


Fig. 23 — Coupe verticale, perpendiculaire à l'axe, de la partie médiane de l'intestin moyen d'*Acherontia atropos*, pour montrer la disposition des cordons longitudinaux dorsaux *ml*, placés dans le sillon antéro-postérieur. Il existe quatre sillons semblables. — *mp*, mince membrane péritonéale externe, avec trachées *tr*; *mc*, épaisse musculature circulaire, qui s'amincit dorsalement; *m*, membrane basilaire (*propria*), supportant l'épithélium; *a*, minces fibrilles longitudinales.

muscles annulaires, quelques fibrilles longitudinales (*a*, fig. 23), qui disparaissent peu à peu vers la région postérieure de l'intestin moyen.

A la fin de la période larvaire, au début de la nymphose, on rencontre des modifications profondes dans la structure de l'épithélium intestinal (Voy. pl. XII, fig. 6). Les cellules (*Ep*) qui le composent s'allongent, deviennent irrégulières et leur paroi interne s'arrondit tout en conservant sa bordure en brosse. Le protoplasme devient vacuolaire, ainsi que le représente la figure 6, planche XII, concernant une larve de *Pleretes*. Les vacuoles (*v*) sont surtout abondantes vers le milieu de la cellule, au voisinage du noyau. Aux deux extrémités de chaque élément, le protoplasme prend une teinte sombre et une structure granuleuse. Pourtant, les fibrilles paraissent dominer au-dessous de

la bordure ciliée (*ci*). Cette dernière est encore très apparente et confine à un massif de globules de sécrétion (*gl*) que limite la membrane péritrophique (*mb*).

STRUCTURE HISTOLOGIQUE DE L'INTESTIN TERMINAL

(Voy. fig. 24, 25 et 26)

Nos recherches ont porté, au sujet de l'histologie de l'*intestin terminal*, sur les Chenilles appartenant aux espèces suivantes : *Io Irene*, *Phalera bucephala* et *Cnetocampa processionea.*

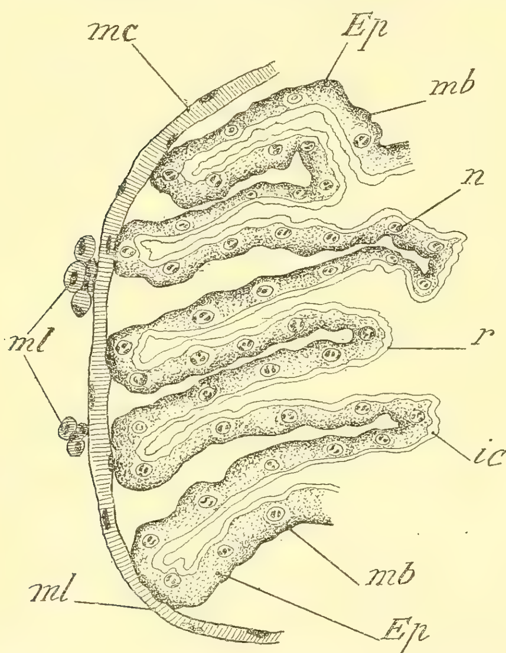


Fig. 24. — Portion de coupe transversale (perpendiculaire à l'axe ; larve d'*Io Irene*) de l'intestin postérieur. — Cette section passe à travers le premier renflement, vers la région médiane de l'organe (Voy. fig. 8 du texte). — *ml*, muscles longitudinaux ; *mc*, musculature circulaire, comprenant plusieurs assises superposées ; *mb*, membrane basale ; *Ep*, épithélium intestinal, constitué par des cellules aplaties, à parois latérales peu apparentes ou même indistinctes et à protoplasme finement granuleux ; *n*, noyaux cellulaires, entourés d'une aréole claire ; *ic*, intima chitineuse, mince et sinueuse ; *r*, nombreux replis formés par l'épithélium intestinal. La longueur et le nombre de ces replis varient suivant les régions de l'organe.

L'*intestin postérieur* ou terminal commence un peu en arrière de l'embouchure des deux conduits excréteurs communs des tubes de Malpighi. La structure histologique est à peu près uniforme jusqu'à l'ampoule rectale , et les diverses régions de l'organe ne diffèrent les unes des autres que par le nombre plus ou moins considérable des replis développés dans telle ou telle partie du canal.

L'épithélium est formé par des cellules aplaties, recouvertes intérieurement d'une lamelle chitineuse mince, hyaline, trans-

parente et portant parfois de fines denticulations. Dans la plupart des préparations histologiques, l'assise épithéliale se trouve séparée de l'enveloppe musculaire externe : elle se présente fréquemment sous une forme sinueuse, plissée ; et, comme chaque cellule a, en général, une paroi externe légèrement convexe, l'ensemble se montre alors sous une apparence moniliforme (Voy. fig. 24, 25 et 26).

Une coupe transversale, pratiquée dans la région médiane de l'intestin postérieur, présente à considérer, en partant de l'extérieur, les assises successives suivantes (Voy. fig. 24) :

1° Des fibres musculaires longitudinales, groupées en faisceaux espacés de distance en distance et disposés en forme de cordons blanchâtres (*ml*). Ils ne forment pas une assise continue comme les muscles annulaires sous-jacents. L'organe tout entier est entouré par une très mince *membrane péritonéale* périphérique.

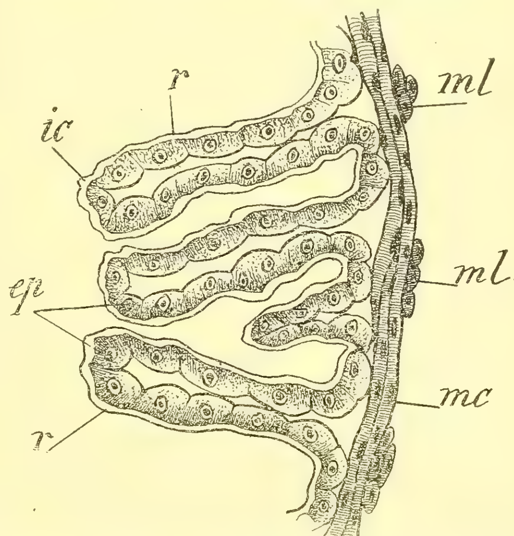


Fig. 25. — Section transversale d'une portion d'intestin terminal de *Phalera bucephala*. L'épithélium *ep* est, par places, détaché de la paroi externe composée de muscles annulaires *mc* internes et longitudinaux externes *ml* ; *r*, replis intestinaux ; *ic*, intima chitineuse.

2° Une couche de faisceaux musculaires, comprenant un nombre d'assises variable suivant les régions de l'intestin postérieur (*mc*). En certains points, la musculature s'épaissit et forme des sphincters plus ou moins puissants. On rencontre ces sphincters à l'origine de l'intestin terminal, en arrière du premier renflement et autour de l'orifice anal.

3° Vient ensuite une membrane basale (*mb*), de nature conjonctive, supportant l'épithélium intestinal.

4° L'épithélium interne (*Ep*) est constitué par de larges

cellules aplaties, à contours latéraux indistincts chez certaines espèces (Voy. fig. 24 et 25) et présentant ainsi l'apparence d'un syncytium. Leur protoplasme est finement granuleux. Leurs noyaux sont sphériques et occupent le bord interne cellulaire. Chacun d'eux est entouré d'une aréole blanchâtre et transparente. C'est le cas constaté chez la Chenille d'*Io Irene*.

Chez beaucoup d'autres espèces (*Cnetocampa*, *Phalera*, *Carpocapsa*, etc...), au contraire, l'épithélium est aplati. Les cellules qui le composent ont une forme rectangulaire, à grand axe transversal. Leur face externe est limitée par la membrane chitineuse, l'interne est généralement bombée, et la dépression comprise entre deux bourrelets consécutifs indique la ligne de séparation de deux éléments contigus. Les noyaux sont volumineux et très apparents. Au-dessous de l'intima chitineuse, le protoplasme est finement strié, et les striations ont une direction perpendiculaire à la membrane limitant la cavité intestinale (Voy. fig. 25 et 26). Ces cellules reposent sur une membrane basilaire qui semble faire corps avec elles.

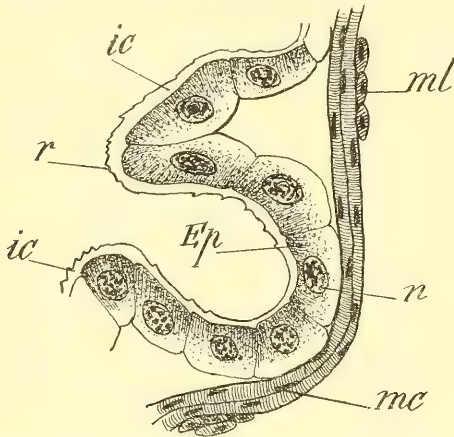


Fig. 26. — Coupe transversale de la première partie de l'intestin postérieur de larve de *Cnetocampa processionea*. — *r*, replis ; *ic* lamelle chitineuse interne, *Ep*, épithélium intestinal avec noyaux *n* ; *ml*, muscles longitudinaux et muscles circulaires *mc*. Chez la Chenille de *Carpocapsa* on a une disposition semblable.

Enfin, 5° la bordure épithéliale est recouverte d'une mince cuticule ou intima chitineuse (*ic*, fig. 25 et 26), beaucoup moins épaisse que celle de l'œsophage, hyaline intérieurement et présentant, dans sa zone externe, en face des cellules de l'épithélium chitinogène (*Ep*), de fines striations transversales parallèles.

Le bord interne de la cuticule présente de nombreux replis, des denticules et, dans la partie antérieure de l'intestin termi-

nal, de fines soies chitineuses, courtes et fortement colorées en jaune (Voy. fig. 24, *r*).

Les replis sont plus ou moins accentués suivant les régions. Dans les zones correspondant aux renflements intestinaux, ces replis sont peu prononcés ; par contre, aux étranglements, ils sont très développés, allongés et vont jusqu'à confluer sur les côtés.

TUBES DE MALPIGHI (Chenilles des Lépidoptères)

Historique. — Beaucoup de notes, des mémoires d'ensemble ont été même écrits sur les *tubes de Malpighi* des Insectes. Parmi les naturalistes qui ont abordé cette étude, Malpighi (1669) est le premier zoologiste qui découvrit ces appendices chez le Ver à soie. Il en fit une description très sommaire et les désigna sous le nom de *vasa varicosa*. Quelques auteurs, par suite d'une fausse interprétation de certains passages de son livre, le considèrent comme ayant homologué ces glandes aux vaisseaux lactés. Le savant italien n'a émis aucune opinion sur leurs fonctions et termine simplement sa description par cette phrase interrogative : *An vero vasa lacteis analoga?*

Swammerdam (1752) rencontra ces tubes chez beaucoup d'Insectes. Il étudia principalement ceux de la larve d'Abeille et de quelques autres Hexapodes à l'état adulte et les désigna, à cause de leur terminaison en cæcum, sous les noms divers de *vaisseaux aveugles*, de *tubes variqueux*, etc... Leurs fonctions lui ont complètement échappé, car il dit lui-même dans son mémoire qu'il ignore quel peut être leur usage.

Lyonet, dans son traité sur la Chenille du Saule, les considère comme des tubes absorbants et les compare à l'intestin grêle.

Gaede, parle également des *tubes de Malpighi*, fait à leur sujet quelques expériences peu concluantes et leur attribue, ainsi que Lyonet l'avait fait, des fonctions absorbantes.

Cuvier fait, en 1802, de nombreuses recherches sur les vaisseaux de Malpighi et déclare que ces *vasa varicosa* sont des *organes excréteurs de la bile* et jouent un rôle prépondérant dans les phénomènes digestifs. Son opinion, comme on va le voir, a été adoptée par de nombreux entomologistes, parmi lesquels

nous pouvons citer Poselt (1804) et Ramdohr (1811). Ce dernier auteur, en s'occupant des phénomènes digestifs chez les Insectes, regarde ces appendices filiformes du tube digestif comme des vaisseaux hépatiques séparés de l'intestin par une fine membrane. Plus tard, il étudia la structure de ces organes et s'attacha à démontrer, ainsi que l'avait fait Cuvier, que leur produit de sécrétion modifie les matières alimentaires.

Treviranus (1814) attribua, de même, aux glandes qui nous occupent, une fonction analogue à celle des vaisseaux biliaires.

Herold (1815), se basant sur l'insolubilité dans l'eau des granules secrétés par les tubes de Malpighi, fut le premier entomologiste qui considéra ces organes *comme des appareils d'excrétion chargés d'enlever au sang et de rejeter au dehors les substances nuisibles à l'organisme.*

Brugnatelli démontra, en 1815, ainsi que l'avait fait Herold, qu'il existe de l'acide urique dans les excréments des Insectes et que *cet acide provient des tubes de Malpighi.* Ce sont ces deux savants qui, les premiers, ont posé les bases de la théorie, admise de nos jours, sur les fonctions de ces organes.

Rengger, en 1817, leur attribua nettement des fonctions urinaires et les considéra comme des organes homologues aux reins, et cela, en se basant sur leur mode d'insertion et sur l'insolubilité de leur produit de sécrétion. Mais ce n'était là qu'une simple hypothèse, puisqu'il passa sous silence leur structure histologique et négligea d'analyser leur contenu.

Vurzer et plus tard Chevreul vinrent confirmer les vues de Rengger en constatant, dans les produits secrétés par les tubes de Malpighi, à côté du carbonate et du phosphate de chaux, de l'urate d'ammoniaque et de potasse.

Dutrochet (1818) doit être rangé parmi ceux qui considèrent les tubes malpighiens comme des glandes hépatiques.

J. F. Meckel (1826) leur attribue une fonction *urino-biliaire* et les regarde comme chargés de secréter la bile et d'excréter l'urine. Cette théorie de *sécrétion* et d'*excrétion*, admise à propos d'un même organe, fut adoptée par plusieurs naturalistes et entre autres par Tiedeman et Müller. C'est lui qui, en 1829, les appela *vaisseaux de Malpighi*, en mémoire du premier zoologiste qui les avait découverts. Jusqu'à cette époque, on les

avait désignés sous les noms de *vaisseaux biliaires* ou de *vaisseaux urinaires*.

STRAUS-DURKHEIM (1828) considère, chez le Hanneton, deux sortes de tubes de Malpighi auxquels, d'après lui, sont dévolues deux fonctions physiologiques différentes : les uns, frangés, variqueux, correspondent au foie et sont chargés de secréter la bile, et les autres, lisses et unis, sont les homologues du rein.

SUCKOW (1829) attribue à ces glandes la fonction de sécréter la bile et de déverser, dans le tube digestif, des liquides chargés d'oxyder les substances alimentaires.

CARUS, à peu près à la même époque, n'ayant pas un nombre suffisant d'expériences probantes pour exprimer une opinion personnelle, se range, sans le déclarer ouvertement, à l'opinion de Cuvier.

Pour BURMEISTER (1832), les tubes de Malpighi sont des organes hépatiques chargés de sécréter la bile. Pourtant il n'est pas très explicite à ce sujet et donne à entendre qu'ils peuvent tout aussi bien être considérés comme des organes excréteurs.

V. AUDOUIN, dans deux notices publiées en 1836, à propos d'acide urique trouvé dans les tubes de Malpighi d'une Lucane, adopte l'opinion de certains de ses devanciers qui avaient attribué à ces organes une fonction urino-biliaire.

LEUCKART (1843) étudie très sommairement les tubes de Malpighi d'un petit nombre d'Insectes à l'état larvaire et à l'état adulte et constate que leur nombre, leur longueur, leur direction et leur mode d'insertion sont caractéristiques pour un certain nombre d'entre eux. D'après lui, ils correspondent aux *glandes uriques* des animaux supérieurs.

LACORDAIRE attribue aux vaisseaux malpighiens une double fonction : *urique* et *biliaire*.

DUVERNOY, ne possédant pas un nombre suffisant d'expériences concluantes et séduit par les brillantes théories de Meckel et de ses élèves, considère ces glandes comme des organes *urino-biliaires*.

DOYÈRE cite également, en décrivant le tube digestif des Cigales, les vaisseaux hépatiques et bilio-urinaires, sans cependant donner, à leur sujet, des descriptions anatomiques et physiologiques exactes.

L. Dufour (1843), dans un mémoire de 36 pages, très intéressant et fort remarquable pour l'époque, fait l'anatomie des tubes de Malpighi de quelques espèces appartenant aux familles des *Labidoures*, des *Coléoptères*, des *Névroptères* etc., et termine son étude par des considérations physiologiques.

« Le *foie*, dit Dufour, qui, chez les animaux à circulation liquide, forme un organe circonscrit, plus ou moins volumineux, une glande parenchymateuse, à texture compliquée, ne constitue, au contraire, chez les animaux à circulation aérienne, que des vaisseaux isolés, simples, filiformes et capillaires, tantôt très longs, et alors peu nombreux, tantôt courts et alors plus multipliés. Mais, chez tous les animaux, le *foie* a pour mission de sécréter un liquide, ou jaune, ou vert, ou brun, ou violet, ou incolore, d'une saveur amère, la *bile*, qui est destinée à accomplir la digestion. Les tubes de Malpighi sont des *vaisseaux biliaires*, l'organe hépatique, le *foie des Insectes*, et le liquide qu'ils sécrètent est la *bile.* » Donc, pour Dufour, les vaisseaux malpighiens ne sont qu'une *glande hépatique déroulée.*

F. Heller (1844), dans un article paru dans les *Archives de Chimie* et intitulé : *Harnsäure, ein reichliches Excret der Schmetterlinge*, dit avoir constaté que les Papillons, par rapport au poids de leur corps, sont, de tous les animaux, ceux qui excrètent le plus d'acide urique. Les Oiseaux et les Reptiles éliminent cependant de grandes quantités d'urates.

H. Meckel est le premier des Entomologistes qui ait fait une étude histologique, incomplète il est vrai, des tubes de Malpighi et reconnu la présence de l'*acide urique* dans l'intérieur même des cellules épithéliales.

Sans nous attarder à analyser leurs œuvres, souvent fort considérables, citons Van der Hoeven, C. Vogt, L. Fischer etc., comme étant des zoologistes qui, se basant sur des analyses chimiques, ont considéré les vaisseaux de Malpighi comme des *organes urinaires.*

Leydig (1859) consacre à peine une demi-page aux vaisseaux malpighiens de quelques Insectes (*Musca*, *Tabanus*, etc...). Pour lui, ces organes sont de deux sortes : les uns, jaunâtres, sécrètent une espèce de fiel, et les autres, blancs, sont ana-

logues aux reins. Il admet que ceux de la *Gryllotalpa* transportent deux sortes de sécrétions et représentent, chacun à la fois, une *glande hépatique* et un *rein*. Il est donc partisan de la théorie de Meckel, de Burmeister, de V. Audouin, etc... qui regardaient les vaisseaux de Malpighi comme des *glandes bilio-urinaires*.

Kölliker et Schlossberger (1857), se basant sur des considérations physiologiques et surtout anatomiques, combattirent avec succès la théorie de Leydig et démontrèrent, d'une façon irréfutable, l'homologie fonctionnelle des tubes de Malpighi avec les glandes urinaires.

Sirodot (1858) qui a étudié les tubes de Malpighi de quelques Insectes, surtout ceux de l'*Oryctes nasicornis*, du *Melolontha* et de la *Cetonia*, a rectifié certaines erreurs de Dufour, relatives à leur double insertion, et fait de nombreuses expériences chimiques et des observations microscopiques au sujet de leur produit de sécrétion. Se basant sur les résultats de ses recherches, il admet que les tubes de Malpighi sont, avant tout, des organes urinaires.

G. Bash, en étudiant les tubes de Malpighi de la Blatte, et après quelques expériences physiologiques, est arrivé, comme Sirodot, Kölliker, etc., à admettre que ces appareils tubuleux sont des glandes uriques.

Rathke a également observé ces organes chez de jeunes larves de *Gryllotalpa*.

Gruber (1849), qui a étudié les tubes de Malpighi chez quelques larves d'Insectes et leur destruction pendant la nymphose, les considère comme des *glandes urinaires* et fait jouer au rectum le rôle de vessie. Zaddach les regarde, chez les larves de *Phryganides*, comme des canaux indépendants.

Weissmann, en étudiant le développement des Diptères, attribue l'origine des vaisseaux de Malpighi à des appendices solides du rectum. Pour Bütschli, ces vaisseaux sont bien des évaginations rectales, mais des évaginations creuses. Ce dernier auteur est dans le vrai, *ainsi que nous l'avons constaté chez de nombreuses larves d'Hyménoptères*. Hatschek est arrivé aux mêmes résultats en faisant l'embryogénie des Lépidoptères.

Plateau (1874 et 1876), dans ses recherches sur les phéno-

mènes digestifs chez les Insectes, considère les tubes de Malpighi comme des organes éliminateurs exclusivement *urinaires*.

Schindler (1878), dans un remarquable travail, résume les recherches et les opinions de ses devanciers sur les vaisseaux de Malpighi de tous les Insectes en général. Il passe en revue les principales familles de cet ordre, étudie la structure histologique de ces organes et fait des observations sur la nature de leur contenu.

Nous voyons donc que les tubes de Malpighi ont été considérés successivement, soit comme des *vaisseaux biliaires*, soit comme des *organes urinaires*, soit enfin comme un *appareil urino-biliaire*. Van der Hoevin (1850), Leuckart (1851), Vogt (1851), Fischer (1853), Carus (1853), Siebold 1848), etc., se basant uniquement sur des considérations chimiques, regardent les vaisseaux malpighiens comme des *organes urinaires*. Au contraire, Karsten (1848), Dufour, etc., leur attribuent des *fonctions biliaires*; tandis que pour Duvernoy (1837 et 1840), Doyère (1843), Leydig (1857), etc., ils ont une double fonction, à la fois hépatique et urinaire, et sont des *organes urino-biliaires*.

Cholodkovsky (1887) a constaté, en étudiant les tubes de Malpighi de quelques Lépidoptères, des différences telles qu'on n'en rencontre dans aucun autre ordre d'Insectes. Il a reconnu qu'il existe, chez les Lépidoptères, des variations notables dans la constitution de l'appareil rénal, ce qui lui a permis de ramener à trois types les dispositions diverses réalisées par les tubes de Malpighi chez les Papillons. Ces trois types d'appareils urinaires sont :

1° *Type normal* : six vaisseaux malpighiens, aboutissant à l'intestin par deux troncs basilaires (la plupart des Lépidoptères).

2° *Type atavique ou embryonnaire* : deux tubes de Malpighi simples (*Tineola biselliela*, *Tinea pellionella*, *Blabophanes rusticella*). Les Chenilles de Teigne ont cependant *six* tubes malpighiens comme celles des autres Papillons.

3° *Type anormal* : deux arbres latéraux portant de nombreux vaisseaux urinaires (*Galleria mallonella*).

En 1895, nous avons étudié les *tubes de Malpighi* (1) de cent quarante espèces (larves et adultes) appartenant aux principales familles de l'ordre des *Hyménoptères*. Chez les larves, ces tubes sont constamment au nombre de *quatre*, fixés au sommet, arrondi ou légèrement conique, de l'invagination rectale et appliqués, dès leur origine, contre l'extrémité terminale de l'intestin. Ce sont des glandes à peu près régulièrement cylindriques et très rarement variqueuses et moniliformes comme chez beaucoup de Chenilles de Papillons. Les Hyménoptères adultes sont, de tous les Hexapodes, ceux qui possèdent le plus grand nombre de vaisseaux malpighiens. D'autre part, ce qui frappe en étudiant ces organes, c'est la constance de leur insertion sur une même ligne circulaire, très rarement sur deux, située sur le pourtour d'un bourrelet annulaire, marquant l'origine de l'intestin terminal. Nous avons constaté, en outre, que *ces organes proviennent de diverticules de l'intestin terminal et sont d'origine ectodermique.*

Nous avons rencontré; dans ces glandes tubuleuses, des produits solides, cristallisés, caractéristiques de l'urine des animaux supérieurs : *acide urique*, *urates d'ammoniaque*, *de soude*, *de chaux*, *oxalate de chaux*, qui nous ont permis de les considérer comme des organes urinaires et de les qualifier d'*appareils rénaux des Insectes*.

D'autre part, nous pouvons citer encore, parmi les Entomologistes qui ont étudié le développement des tubes de Malpighi, les noms de Rathke (1844) pour les *Gryllotalpa*, de Grube (1847) pour les Hyménoptères (larves et adultes), de Leuckart (1858) pour lesHyménoptères et les Pupipares, etc.

En outre, Zaddach (1854), chez les Phryganides, Weismann chez les Diptères; ont reconnu que les vaisseaux malpighiens dérivent d'une invagination de l'intestin postérieur. Ces observations ont été confirmées par Bütschli chez l'Abeille, par Hatscheck (1877) chez les Lépidoptères, par L. Bordas (1895), chez les larves des Hyménoptères, etc.

Au sujet des tubes de Malpighi, signalons encore les travaux de V. Mayet (1896), de Léger et Duboscq (1899), de Léger

(1) L. Bordas : *Les Tubes de Malpighi des Hyménoptères* : Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, t. XXVI, p. 1-40, 3 pl., 1895.

et Hagenmüller (1899), de Sinéty (1900), de Vaney (1900) et surtout les nombreux et intéressants mémoires de Veneziani (1903-1905), etc.

MORPHOLOGIE DES TUBES DE MALPIGHI

(*Chenilles des Papillons*)

Nous avons décrit, en traitant de la morphologie du tube digestif, la forme, la disposition et le mode d'insertion des vaisseaux malpighiens larvaires. Aussi, allons-nous nous contenter maintenant de dire, en quelques lignes, tout ce qui concerne l'anatomie de ces organes.

En résumé, nous avons vu que les *tubes de Malpighi* des Chenilles des Papillons sont partout au nombre de *six* (1) (sauf chez les *Carpocapsa pomonella*, où il n'y en a que *quatre*) disposés en deux groupes de trois, de chaque côté de l'origine de l'intestin terminal. Les deux canaux collecteurs latéraux qui partent des deux vésicules urinaires ont leurs orifices terminaux opposés et situés à peu près aux deux extrémités d'un même diamètre. Chez la plupart des larves des Lépidoptères, les vaisseaux malpighiens sont irréguliers et variqueux, rarement cylindriques; parfois, on rencontre, chez la même espèce, les deux dispositions : la première partie du canal est à peu près régulièrement tubuleuse, tandis que le reste de l'organe est moniliforme.

Chez les Chenilles d'*Acherontia atropos* L., de *Sphinx convolvuli* L., etc., les renflements latéraux des vaisseaux urinaires sont très accentués et affectent la forme soit de courts cæcums, soit de ramuscules à extrémité hémisphérique, insérés perpendiculairement au tronc principal. Ceux du *Sphinx convolvuli*, cylindriques à leur origine, ne tardent pas à devenir variqueux : ce sont tout d'abord de petites éminences latérales, des cæcums coniques, espacés de distance en distance; puis, peu à peu, les bourrelets augmentent en nombre et en volume, deviennent cylindriques, tantôt courts, tantôt plus ou moins longs, donnant à chaque organe la forme d'une corde à nœuds. Au fur et à

(1) V. les *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, 1er semestre, t. CL, p. 737-740. Séance du 14 mars 1910.

mesure qu'on se rapproche de l'extrémité postérieure du corps, les tubes paraissent hérissés latéralement de petites digitations cylindriques dont la hauteur est parfois supérieure au diamètre du vaisseau et placées perpendiculairement à ce dernier. Ces éminences latérales sont dues, ainsi que l'indiquent des coupes transversales, à des évaginations digitiformes de la cavité interne des tubes urinaires.

Les vaisseaux malpighiens, dans leur première partie cylindrique, ont une teinte terne ou légèrement blanchâtre; tandis que, dans leur région irrégulière, moniliforme et à appendices latéraux, ils sont fortement colorés en jaune plus ou moins foncé.

Chez les larves de *Spilosoma fuliginosa* L. et de l'*Arctia caja* L., la vessie urinaire comprend deux renflements ovoïdes, réunis par un pédicule cylindrique très court, et c'est du sommet du renflement distal que partent les tubes de Malpighi. Ceux-ci sont cylindriques dans leur premier tiers et variqueux dans leurs deux tiers postérieurs. Le réservoir collecteur des larves de *Pleretes matronula* L. est simple, piriforme et se continue, à ses deux extrémités, par deux appendices tubuleux, dont l'antérieur se divise en trois branches formant les tubes de Malpighi. Ces derniers sont, dans la plupart des cas, littéralement remplis de concrétions cristallines. Chez les *Cnetocampa*, *Pygaera*, *Phalera*, *Stauropus*, *Asphalia*, etc., ils sont sinueux, moniliformes, et les cæcums latéraux existent sur toute leur longueur. Le réservoir est généralement ovoïde ou parfois sphérique.

Enfin, chez les larves de *Carpocapsa pomonella* Fr., qui ne possèdent que *quatre* tubes de Malpighi, les deux vaisseaux urinaires latéraux, avant de déboucher à l'origine de l'intestin terminal, se fusionnent en un tronc très court, légèrement dilaté à son extrémité initiale.

Structure histologique des tubes de Malpighi des larves des Lépidoptères

La structure histologique des *tubes de Malpighi* des Insectes est actuellement bien connue ; aussi, allons-nous passer rapi-

dement sur cette question et signaler surtout les particularités spéciales aux Chenilles des Papillons.

Réservoir urinaire. — La structure du réceptacle urinaire diffère sensiblement de celle des tubes de Malpighi. La figure 27 représente le dessin de la coupe d'une portion de réservoir, avec

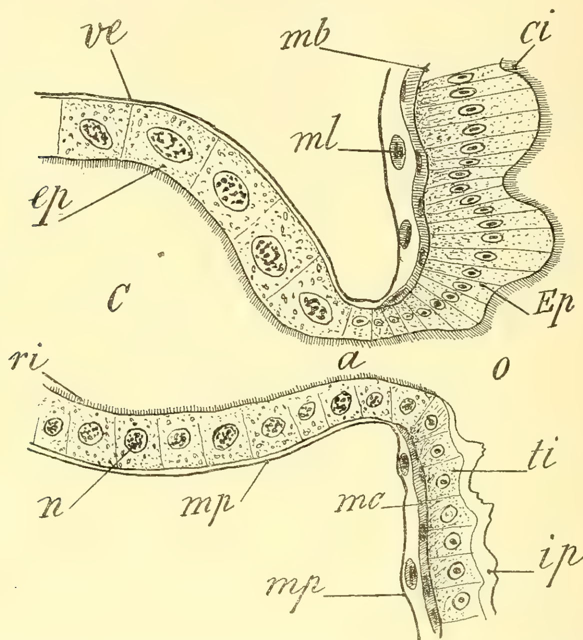


Fig. 27. — Coupe transversale passant par la vésicule urinaire et son conduit efférent (larve de *Pleretes matronula*). — *ve*, vésicule urinaire, avec sa cavité *c*; *ep*, épithélium vésiculaire avec sa bordure ciliée *ri*, très étroite ; les cellules sont larges, aplaties ; elles renferment un gros noyau et de nombreuses concrétions ; *a*, cavité du canal efférent et *o* son orifice à l'origine de l'intestin postérieur. On voit nettement le passage de la bordure ciliée à la lame chitineuse *ip*. — *mb*, membrane basale (*propria*) et *mp*, membrane péritonéale externe qui se prolonge à la surface des tubes de Malpighi ; *mc*, muscles circulaires internes et *ml*, muscles longitudinaux externes ; *Ep*, épithélium intestinal moyen.

son court pédicule *a* et son orifice *o* à l'origine de l'intestin terminal. Elle se rapporte à une larve de *Pleretes matronula*. Nous avons étudié le même organe chez *Spilosoma fuliginosa* et *Acherontia atropos*. L'épithélium *Ep* de l'intestin moyen, avec ses hautes cellules ciliées, diminue progressivement ; ses éléments deviennent rectangulaires, cubiques, puis se continuent peu à peu avec les cellules du canal efférent *a*.

Du côté opposé, on observe pareillement le passage des

cellules ciliées du même canal aux cellules de l'intestin postérieur *ti*, qui sont recouvertes d'une *intima* chitineuse *ip*, hyaline, transparente et finement denticulée (Voy. fig. 27).

La cavité *c* du réservoir urinaire, de même que l'origine de l'intestin terminal, est remplie de granulations cristallines, de formes et de nature diverses, isolées ou groupées en masses plus ou moins compactes.

L'épithélium du réservoir repose sur une enveloppe *ve*, composée de plusieurs parties qui sont : une membrane péritonéale, continuation de celle qui recouvre l'intestin, et une mince assise musculaire. Cette dernière est formée par des fibrilles dont les unes sont disposés longitudinalement et les autres obliquement.

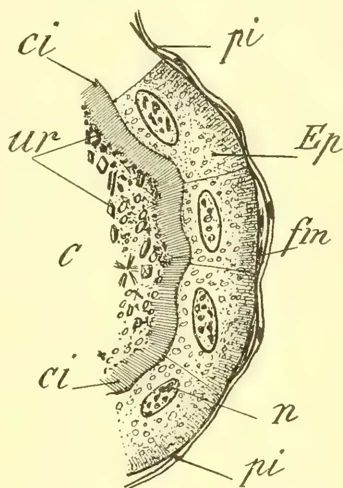


Fig. 28. — Section d'une portion de paroi de tube de Malpighi d'*Arctia caja*. — *pi* enveloppe externe du tube urinaire comprenant plusieurs parties : membrane péritonéale, fibrilles musculaires longitudinales et obliques. Cette enveloppe, très apparente dans les tubes de certaines larves, se détache, de distance en distance, de l'épithélium sous-jacent *Ep*. Les cellules qui composent ce dernier sont larges, aplaties et bombées du côté du lumen *c* du canal. Leur protosplasme externe est finement strié, à striations radiales ; du côté interne, il est rempli de granulations réfringentes et cristallines ; *n*, noyaux ovales ; *ci*, bordure ciliée formant un large ruban interne. La cavité *c* est remplie d'innombrables granulations cristallines *ur*.

Les cellules *Ep* qui limitent la cavité du réservoir sont aplaties, à parois latérales peu visibles et à noyaux ovales *n*, dont le grand axe est parallèle à la face interne. Le protoplasme est granuleux vers la base, clair, hyalin du côté interne et rempli de nombreux granules réfringents. Quant à la bordure ciliée, elle est constituée par de nombreux petits bâtonnets formant un ruban beaucoup plus étroit que celui qui limite l'épithélium des tubes.

Vaisseaux urinaires. — Au point de vue histologique, nous aurons à considérer, dans les vaisseaux urinaires, les trois parties suivantes : les parois des tubes, l'épithélium excréteur et la bordure ciliée interne (Voy. fig. 28, 29 et 30).

La membrane enveloppante externe (*pi*, fig. 28 et *p*, fig. 29 et 30) comprend une lamelle péritonéale très mince, sous laquelle se trouvent des *fibrilles élastiques*, constantes chez toutes les larves des Papillons.

Il existe également de minces *fibrilles musculaires*, les unes obliques et les autres à direction longitudinale. Dans le voisinage du réservoir et dans la partie impaire des canaux, la mince assise musculaire est comparable à celle de la vésicule. C'est grâce à elle que les vaisseaux urinaires peuvent accomplir de

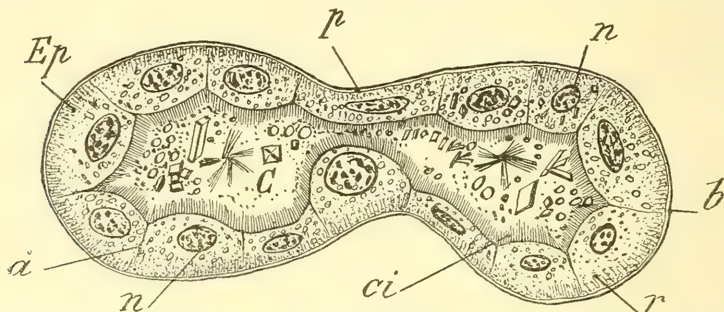


Fig. 29. — Coupe transversale de tube de Malpighi de *Pleretes matronula*. La section passe par un tubercule latéral *b*. — *p*, enveloppe du tube, formée par une membrane péritonéale très ténue, sous laquelle se trouvent quelques fibrilles musculaires obliques et transverses ; *Ep*, épithélium, composé de cellules irrégulières, à paroi interne plus ou moins bombée et recouvertes d'une bordure ciliée *ci* ; *n*, noyaux ; *a*, cloisons latérales ; les cellules renferment de nombreux corpuscules solides arrondis, ainsi que de petits cristaux. La cavité *c* est remplie d'innombrables concrétions solides.

petits mouvements de latéralité et qu'on peut constater de faibles constrictions et des dilatations permettant l'écoulement de leur contenu. Les contractions tubulaires sont surtout visibles sur des chenilles récemment sacrifiées. On peut voir alors, pendant les faibles mouvements rythmiques qui se produisent à intervalles plus ou moins rapprochés, le produit des vaisseaux s'écouler lentement ou par saccades.

Au-dessous de l'enveloppe précédente, existe une très mince lamelle anhiste, supportant l'épithélium tubulaire : c'est la *tunica propria* de l'organe. Elle est difficilement visible, et nous n'avons constaté son existence que chez un très petit nombre de Chenilles (*Stauropus*, *Acherontia*, etc...). On peut la considérer comme une différenciation locale et superficielle du protoplasme des cellules glandulaires.

L'épithélium sécréteur des vaisseaux urinaires est formé d'éléments très volumineux et très variables quant à leur forme. Ils sont généralement rectangulaires, à grand axe transversal; leurs cloisons latérales sont parfois indistinctes et confondues avec les trabécules cytoplasmiques; parfois aussi, elles sont nettement accusées (Voy. fig. 29 et 30). Leur face interne est à

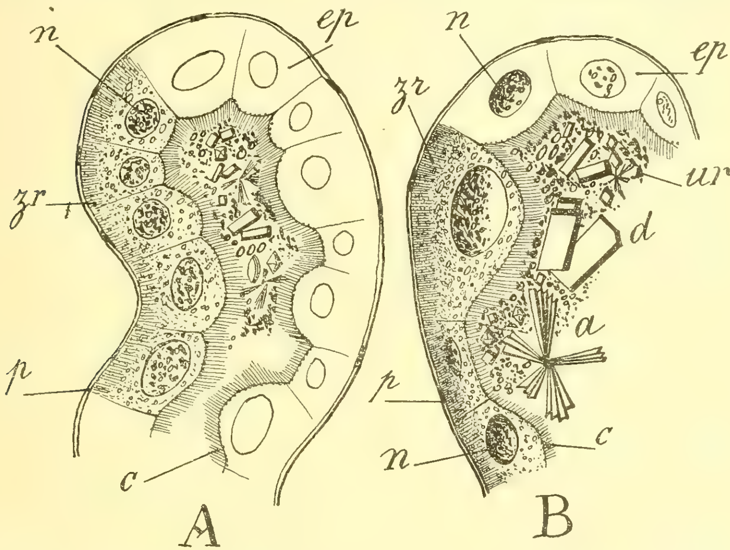


Fig. 30. — Coupes transversales de tube de Malpighi larvaires. — A, Chenille de *Pleretes matronula*, et B Chenille de *Carpocapsa pomonella*. — Le vaisseau A est rempli de granulations cristallines; la cavité du vaisseau B contient également des cristaux divers : *ur*, cristaux d'oxalate de chaux et d'ammoniaque; *a*, lamelles d'acide urique; *d*, urates; — *p*, paroi composée d'une membrane péritonéale et de minces fibrilles entre-croisées (longitudinales et transversales); *zr*, zone radiée protoplasmique externe; *n*, noyaux; *ep*, épithélium sécréteur; *c*, bordure ciliée; les cils sont longs et forment un faisceau sur les parties renflées des cellules; ils sont moins longs sur les parties étroites et aplaties.

peu près rectiligne; mais, dans un grand nombre de tubes de Chenilles, elle est irrégulière, bombée et proémine dans l'intérieur de la cavité. Entre ces longues cellules proéminentes se trouvent d'autres éléments étroits et à noyaux aplatis transversalement. Par suite de cette disposition, la lumière des vaisseaux urinaires est très irrégulière et a, dans quelques cas, la forme d'une simple fente.

La structure apparente du protoplasme est des plus variables. Les aspects changent suivant la région de l'organe et surtout suivant que la sécrétion est plus ou moins active.

Le côté externe des cellules renferme du protoplasme finement granuleux, parcouru par des striations fibrillaires à direction radiale. Ces striations (*zr*, fig. 30) sont parfois très accentuées chez certaines Chenilles. Le cytoplasme de la région médiane des cellules est généralement hyalin, transparent et forme une aréole claire autour des noyaux. La portion cellulaire externe est parfois vacuolaire et contient de nombreux globules réfringents et des cristaux. Cette structure n'est nullement constante et varie aux différents stades de l'activité physiologique des vaisseaux.

La fonction excrétrice est, à certains moments, si active que les cellules sont parfois, ainsi que les noyaux, littéralement remplies de petits cristaux et de granulations solides, de nature et de formes très variables (Voy. fig. 29 et 30).

Tous ces produits excrétés passent ensuite dans la cavité du tube. Parfois la fonction dépuratrice est poussée à un degré tel que cellules et lumen sont gorgés de produits solides, de cristaux et que le canal prend la forme d'un cordon rigide et de couleur blanchâtre.

Les noyaux sont, dans presque tous les cas, allongés ou ovales. Leur grand axe est parallèle à la face interne cellulaire.

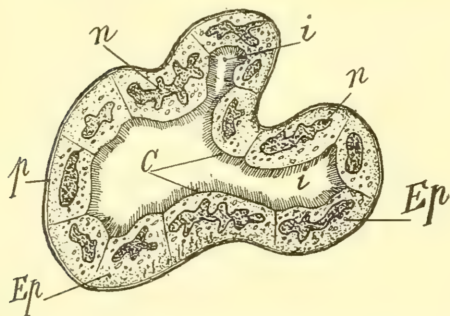


Fig. 31. — Coupe transversale de tube de Malpighi (Chenille *d'Agrotis fimbria*) intéressant deux cæcums latéraux *i*. — *p*, paroi du vaisseau ; *Ep*, épithélium à cellules aplaties et à bord interne irrégulier ; *n*, noyaux allongés, sinueux et ramifiés. Ces noyaux ramifiés, comparables à ceux des glandes séricigènes, se rencontrent chez d'autres Chenilles ; *c*, bordure ciliée interne.

Ils sont localisés dans la zone superficielle (du côté du lumen) de chaque élément et renferment des corpuscules solides et cristallins, preuve de leur participation à la fonction dépuratrice.

Chez quelques espèces (Voy. fig. 31), ces éléments affectent une forme irrégulière, sinueuse et ramifiée. Leur structure n'est pas sans analogie avec celle des noyaux des glandes séricigènes.

Du côté interne, l'épithélium est limité par une bordure de longs cils, immobiles et formant un large ruban, dont l'épaisseur égale parfois la moitié de celle de la membrane épithéliale (Voy. fig. 28, 29 et 30). Au point d'implantation de chaque cil, se trouve placé un corpuscule basilaire (Voy. fig. 30).

Les bâtonnets ciliformes sont parfois de taille différente. Ceux qui sont implantés dans les parties de l'épithélium comprenant des cellules aplaties, sont généralement courts, tandis que les cils qui sont situés au sommet des cellules bombées et proéminentes sont longs et groupés en touffes ou en faisceaux.

Tous les tubes de Malpighi sont entourés d'un plus ou moins grand nombre de ramifications trachéennes. Les derniers ramuscules des canaux aériens traversent même la tunique externe des vaisseaux urinaires et s'avancent jusqu'au contact de la partie basilaire des cellules.

Contenu des tubes de Malpighi des Chenilles de Papillons (Voy. fig. 32). — Nous avons dit que la lumière des canaux urinaires était, chez certaines Chenilles de Papillons, complètement obstruée par un produit de sécrétion compact, plus ou moins grenu et hyalin, contenant dans sa masse une quantité prodigieuse de cristaux, dont certains atteignent jusqu'à 15 μ de côté. Ces cristaux sont diversement groupés dans l'intérieur des tubes : ils forment, en certains points, de gros massifs sphériques, irréguliers, et, en d'autres, des traînées solides, noyées dans un magna mucilagineux, donnant parfois aux vaisseaux malpighiens la forme de cordonnets plus ou moins rigides, de couleur blanchâtre

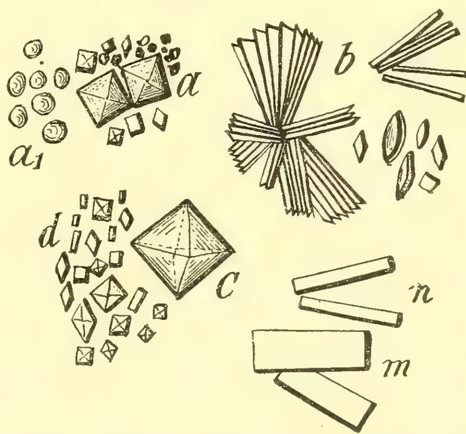


Fig. 32. — Formes cristallines des produits solides contenus dans les tubes de Malpighi des Chenilles de Papillons. — *a*, carbonate de chaux et a_1, concrétions de carbonate de chaux; *b*, lamelles cristallines et cristaux d'acide urique; *c* et *d*, oxalate de chaux et granulations rectangulaires d'urates de soude et d'ammoniaque; *m*, *n*, urates.

ou lactescente. On constate alors, au milieu de la masse, l'existence de groupements cristallins. Certains éléments s'agglomèrent, s'associent parfois en mâcles et présentent alors une disposition étoilée.

Les concrétions solides contenues dans les tubes de Malpighi des larves des Lépidoptères sont principalement constituées par de l'acide urique, de l'urée, de l'oxalate de chaux, des carbonates de chaux et de soude, des urates divers, etc.

L'*urate de soude* y apparaît en cristaux lamelleux, à faces planes, souvent striées et de forme losangique ou rectangulaire. Ces plaquettes cristallines sont parfois libres, mais généralement groupées en massifs compacts.

L'*acide urique* est sous forme de cristaux disposés en lamelles aplaties, à surface lisse, mêlés à des concrétions granuleuses (Voy. fig. 32, *b*). Parfois ces cristaux, de dimensions très variées, sont prismatiques ou losangiques.

L'*urate de soude* et l'*urate d'ammoniaque* ont la forme de lamelles rectangulaires ou de globules sphéroïdaux, à contours irréguliers.

L'*oxalate de chaux* (Voy. fig. 32, *c* et *d*), fort abondant, se montre sous forme de cristaux volumineux, octaédriques, isolés ou parfois groupés en massifs compacts.

On trouve également et en abondance, dans les vaisseaux urinaires des Chenilles, du *carbonate de chaux* (Voy. fig. 32, *a* et a^1) à l'état cristallin ou sous forme de concrétions et de sphérules de dimensions variables. Nous avons rencontré ce sel particulièrement abondant chez les Chenilles de *Pleretes*, d'*Agrotis*, d'*Acherontia*, de *Nemeophila*, etc.

Résumé. — Au point de vue histologique, les tubes de Malpighi des larves des Lépidoptères comprennent, de dehors en dedans :

1° Une *membrane péritonéale externe*, très ténue, pourvue, de distance en distance, de petits noyaux aplatis, et présentant au-dessous quelques fibrilles élastiques à direction oblique ; 2° *une membrane basilaire*, également très mince, servant de support aux cellules glandulaires sous-jacentes ; 3° *l'épithélium sécréteur*. Ce dernier est constitué par de grosses cellules polygonales, à bord interne conique ou rectiligne et limitant un lumen généralement irrégulier. Les noyaux sont ovales ou allongés, mais parfois irré-

guliers et ramifiés; ils portent des ramuscules courts et terminés par une extrémité renflée. Ceux des larves d'*Agrotis*, de *Nemeophila*, de *Spilosoma*, etc... sont très ramifiés et comparables aux noyaux des glandes séricigènes. Le protoplasme est finement granuleux du côté interne de la cellule et légèrement strié vers sa région externe. Il contient, tout d'abord, les produits de sécrétion. Ces derniers, sous forme de granules cristallins, sont très abondants, non seulement dans les éléments épithéliaux, mais remplissent même parfois la cavité du vaisseau, de façon à donner à la glande l'apparence d'un cordon rigide. Enfin, du côté interne, en regard du lumen, l'épithélium est recouvert *d'une bordure ciliée en brosse*, très caractéristique et existant dans tous les tubes. Ces cils sont généralement plus longs au sommet des cellules proéminentes que dans les intervalles de ces dernières.

Le *réservoir urinaire* présente à peu près la même structure histologique que les vaisseaux malpighiens, avec cette différence que les cellules sont aplaties, rectangulaires et les cils plus courts ; de plus, sous la membrane péritonéale externe, on trouve quelques fibrilles musculaires à direction circulaire (externes) et oblique (internes). Tous les tubes de Malpighi sont parcourus par de nombreux filaments trachéens, dont les derniers ramuscules traversent la *tunica* externe et pénètrent même entre les cellules.

Comme *produits solides*, nous avons rencontré, dans les tubes de Malpighi des larves des Lépidoptères, des cristaux d'acide urique, des cristaux d'urate de soude, d'ammoniaque, d'oxalate de chaux et surtout, en abondance, des concrétions cristallines de carbonate de chaux.

En somme, nous voyons que les tubes de Malpighi sont des diverticules de l'intestin postérieur des Insectes. D'autre part, leur fonction excrétrice ou rénale est actuellement bien définie : *ce sont les reins des Hexapodes*.

Ces deux notions (origine et fonctions) sont définitivement acquises à la science zoologique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1602. — Aldrovande, *De animalibus Insectis libri septem* : Bologne, 1602.
1653. — Jonston, *Historiæ naturalis de Insectis* : Francfort, 1653.
1662. — Goedartius, *Metamorphosis Insectorum.*
1669. — Malpighi, *Dissertatio epistolica de Bombyce* : Londres, 1669.
1685. — Swammerdam, *Biblia naturæ* : parue à Leyde en 1737.
1734. — Réaumur, *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes.*
1762. — P. Lyonet, *Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois du Saule* : Amsterdam, 1762.
1779. — C. Bonnet, *Mémoire sur la grande Chenille à queue fourchue du Saule*, dans lequel on prouve que la liqueur qu'elle fait jaillir est un acide : *Mém. Math. des Savants étrangers*, vol. VII, 1779.
1828. — F. W. H. Suchow, Verdauungsorgane der Insekten : *Heusinger's Zeit. f. org. Phys.* 1828.
1811. — K.-A. Ramdohr, *Abhandl. überdie Verdauungswerkseuge der Insekten* : Halle, 1811.
1834. — L. Dufour, Recherches anatomiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères.
1839. — L. Doyère, Note sur le tube digestif des Cigales : *Ann. des Sciences nat. Zool.*, 2e série, t. XI, 1839.
1842. — V. Audouin, *Histoire de la Pyrale.*
1844. — Robinet, Mémoire sur la sécrétion de la soie : *Ann. de la Soc. d'Agricul. de France.*
1846. — Meckel, *Muller's Archiv*, 1846.
1849. — Suckow, Verdauungsorgane der Insekten : *Heusinger's Zeitsch. f. org. Physik.* Bd. III, 1849.
1851. — Bouchardat, De la digestion chez le Ver à soie : *Revue et Magas. de Zoologie de Guérin-Méneville*, 2e série, t. III, 1851.
1857. — Leydig, *Traité d'Histologie.*
1859. — Id., Zur anatomie der Insecten : *Archiv. Anat. und Physique.*
1864. — Barthélemy, *Recherches d'Anatomie et de Physiologie sur la classe des Lépidoptères* : Toulouse, 1864.
1873. — Robin, Anatomie et Physiologie cellulaires.
Id. — F. Plateau, Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes : *Bull. Acad. Royale de Belgique*, t. XLI, 1873 et t. XLIV, 1887.
1875. — C. Chun, Ueber den Bau, die Entwicklung und Physiol. Bedeutung der Rectaldrusen bei den Insecten : Francfort-sur-le-Mein, 1875.
1876. — Fripp, Funktionen der Drüsen in Verdauungsapparat der Insecten : *D. Naturf. Sklar. 9 Jahrg.*, p. 86-87, 1876.
1878. — H. Simroth, Ueber den Darmkanal der Larve von *Osmoderma eremita*, etc. : *Zeitschr. f. d. gesammten Natur.*, 1873, Bd. III.
1881. — Amans, Recherches anatomiques et physiologiques sur la larve de l'*Æschna grandis* : *Revue des Sciences nat.*, Montpellier, t. I, 1881.
1881. — E. Brandt, Anatomie von *Epialus humili* : *Zool. Anzeiger*, 3 Jahrg., p. 186.
1882. — Tichomiroff, Histoire du développement du Ver à soie : *Trav. Labor. Zoologie Mus. Moscou.*

1882. — VIALLANES, Recherches sur l'histologie et l'histolyse chez les Insectes : *Ann. des Sciences nat., Zool.*, 1882.

ID. — N. CHOLODKOWSKY, Zur Anatomie des *Tinea pellionella* : *Zool. Anz.* 5 Jahrg., p. 262-264.

1884. — G. ROVELLI, Alcune ricerche sul tubo digerente degli *Atteri, Ortotteri e Pseudoneurotteri* : Como, 1884.

1885. — N. CHOLODKOWSKY, Anatomie von *Galleria cereana* : *Horæ Soc. Entom. Ross.*, t. XIX (En russe).

1885. — FRENZEL, Einiges über den Mitteldarm der Insecten, sowie über Epithelregeneration : *Arch. mikr. Anatomie*, Bd. XXVI, 1885.

ID. — FRIED. DAHL, Die Fussdrüsen der Insecten ; *Arch. microsc. Anat.* Bd. XXV, p. 23-263.

1884. — N. CHOLODKOWSKY, Sur les vaisseaux de Malpighi chez les Lépidoptères : *C. R. Acad. des Sc.*, t. XCVIII, p. 631-633.

ID. — N. CHOLODKOWSKY, Contribution à l'Anatomie et à la Morphologie des vaisseaux malpighiens des Lépidoptères : *C. R. Acad. des Sciences*, t. XCIX, p. 816-817.

1886. — V. LEMOINE, Sur l'appareil digestif du Phylloxera : *C. R. Acad. des Sciences*, t. CII, p. 220-222.

1886. — E. VANGEL, Beiträge zur Anat. Histol. und Physiol. der Verdauungsapp. des *Hydrophylus piceus*: *Nat. Hefte Pest.* Bd. X, p. 190-208, pl. 5, 1886.

1887. — N. CHOLODKOWSKY, Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lépidoptères : *Archives de Biologe*, t. VI. p. 497-514, pl. 17.

ID. — ANT. SCHNEIDER : Ueber den Darmkanal der Arthropoden : *Zool. Beiträge*, Bd. II, Heft 1.

ID. — FAUSSEK, Beiträge zur histologie des Darmkanal der Insecten : *Zeits. f. wis. Zool.* Bd. XLV, 1887.

ID. — A. KNÜPPEL, Über Speicheldrüsen von Insekten : *Arch. für naturgeschichte*, Jg. 52, 1887.

1888. — D. CASAGRANDE, Sulle trasformazioni che subisce il sistema digerente dei Lepidotteri passando dallo stato larvale a quello d'Insetto perfetto : *Bull. Soc. Ento. Ital.*, *Anno 13*, p. 323-332, Pl. 8 à 12.

ID. — P. MINGAZZINI, Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi : *Mitheil. aus. der Zool. Station zu Neapel*, Bd. XIII.

1888. — A. FRITZE, Ueber den Darmkanal der Ephemeriden : *Ber. Nat. Ges. Fribourg*, 4 Bd, p. 59-82, Pl. 2, 1888.

1889. — MEINERT, Contribution à l'anatomie des Fourmilions : *Overs. Dansk. Vidensk. selsk. Forhand*, Copenhague, 1889.

ID. — VERSÒN, La Spermatogénèse du *Bombyx mori* : Padova, 25 p. et 3 pl.

ID. — G. BIZZOZZERO, Sulla derivazione dell' epitelio dell' intestino, etc. : *Atti Acad.*, Torino, vol. XXIV.

ID. — P. MINGAZZINI, Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicordi fitofagi : *Mittheil. z. Sta. Neapel*, 9 Bd. p. 1-112; pl. 1 à 4; 1889.

ID. — P. MINGAZZINI, Ricerche sul tubo digerente dei Lamellicorni fitofagi (*Insetti perfetti*) : *Mith. z. Staz. Neapel*, 9 Bd., p. 266-304; pl. 9-11, 1889.

1890. — BALBIANI, Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des *Crytops* : *Arch. de Zool. expérimentale*, 2e sér., t. VIII, 1890.

ID. — W.-H. JAKSON, Studies in the Morphology of the Lepidopteren : *Trans. Linn. Soc. London*, vol. V, p. 143-186.

ID. — VAN GEHUCHTEN, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la *Ptychoptera contaminata* (Dipt.) : *La Cellule*, t. VI, fasc. Ier, 1890.

ID. — G. VOSSELER, Die Stinkdrüsen der Forficuliden : *Arch. Mikros. Anat.* Bd. XXXVI, 1890.

1890. — H.-T. Fernald, Rectal glands in Coleoptera : *Amer. Naturalist.*, vol. XXIV, 1890.
1891. — H. Borgert, Die Hautdrüsen der Tracheaten : *Dissertatio inaug.* (81 p. et pl. — Quelques larves de Limacodes sont étudiées) ; Iéna, 1891.
1892. — Bataillon et Couvreur, Fonction glycogénique chez le Ver à soie pendant la métamorphose : *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. IV, p. 669-671, 1892.
Id. — Bizzozzero, Sulle ghiandole tubulari del tubo gastro-enterico e sui rapporti del loro epitelio coll' epitelio di rivestimento della mucosa, *Atti Accad.* Torino, vol. XXVII, notes V et VI, 1892.
1892. — E. Holmgren, Histologiska studier öfver nagra lepidopterlarvers digestionskanal och endel af deras, etc. : *Ent. Tidskr. Arg.* XIII, p. 129-170, 1892.
1893. — Bizzozzero, Ueber die Schlauchdrüsen des Magendarmcanals und die Beziehungen ihres Epithels zu den Oberflächenepithel der Schleimhaut : *Arch. Micros. Anat.*, 44 Bd., 1883.
1894. — A. Korotneff, Zur Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden : *Biol. Centralblatt*, Bd. XIV, p. 433-434.
Id. — J. Dominique, Le tube digestif des Orthoptères ; notes physiologiques et histologiques : *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest de la France*, t. IV, p. 17-25.
Id. — O. Visart, Contribuzione allo studio del tubo digerente degli Artropodi. — Ricerche istologiche e fisiologiche sul tubo dig. degli Ortotteri : *Atti Soc. Toscana Sc. nat. Pisa, Mem.*, vol. XIII, p. 20-54.
Id. — L. Bordas, Anatomie du tube digestif des Hyménoptères : *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXVIII, p. 1423-1425.
Id. — L. Bordas, Appareil glandulaire des Hyménoptères (*Tube digestif*, etc.) : *Ann. Sc. nat., Zool.*, t. XIX ; 380 p. et 12 pl.
1895. — Et. de Rouville, Sur la genèse de l'épithélium intestinal : *C. Rendus Ac. des Sciences*, Paris, t. CXX, 1895.
Id. — L. Bordas, Les tubes de Malpighi des Hyménoptères ; Mémoire de 40 p. avec pl. et fig. : *Bulletin Sc. de la France et de la Belgique*, t. XXVI, 1895.
Id. — Os.-H. Latter, Further Notes on the secretion of Potassium hydroxyde bei *Dicranura vinula* (imago), and similar phenomene in other Lepidoptera : *Trans. Entomol. Soc. London*, p. 399-412.
Id. — L. Bordas, Sur les glandes salivaires des *Locustidæ* : *Bull. du Muséum d'Hist. nat.*, juin 1895.
Id. — O. Visart, Contribuzione allo studio del sistema digerente degli Artropodi. Rigenerazione cellulare e modalità della medesima nella mucosa intestinale : *Bull. Soc. Natur. Napoli*, vol. VIII, p. 121.
Id. — H. Kahlenberg, Über die Entw. des Stachelapparates, der Geschlechtsorgane, und des Darmkanal bei Honigbiene : *Erlanger Disserta*, München, 1885 ; 24 p., 6 fig.
Id. — L. Bordas, Anatomie de l'appareil digestif de la famille des *Forficulidæ* ; *C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXI, 1895.
Id. — J. Gonin, Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères (formation des appendices imaginaux dans la Chenille de *Pieris brassicæ*) : Bull. Soc. Vaudoise, vol. XXXI, p. 89-139, pl. 11-15, Lausanne, 1895.
1896. — L. Bordas, L'appareil digestif d'un Orthoptère de la famille des Gryllidæ (*Brachytrupes membranaceus*) : *C. R. Acad. des Sciences*, 29 juin 1896.
Id. — J. Sadones, L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates : *La Cellule*, t. XI, p. 271, 1896.

1896. — L. Bordas, Appareil digestif des Blattidæ : *Bulletin du Muséum d'Histoire nat.*, n° 6, 1896.

Id. — L. Bordas, Étude de l'armature masticatrice du gésier chez les Blattidæ : *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXIII.

Id. — Val. Mayet, Une nouvelle fonction des tubes de Malpighi : *C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXII, p. 541-543 et *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 1896, p. 207.

Id. — Cuénot, Études physiologiques sur les Orthoptères : *Arch. de Biologie*, t. XIV, 1896.

Id. — Rengel, Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der metamorphose : *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. LXII, 1896.

Id. — Metalnikoff, Sur l'absorption du fer par le tube digestif de la Blatte : *Bull. Acad. Imp. Sciences, Saint-Pétersbourg*, IV, 1896.

Id. — A. Tosi, Observations sur la valvule du cardia dans différentes espèces de la famille des Apides : *Arch. Ital. de Biol.*, t. XXV, p. 52-58, 1896.

1897. — L. Bordas, Les tubes de Malpighi des Orthoptères : *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXIV, 1897.

Id. — L. Bordas, Morphologie des appendices de l'extrémité antérieure de l'intestin moyen des Orthoptères : *C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXIV.

Id. — E. Verson, L'evoluzione del tubo intestinale del Filugello : *Atti Ist. Veneto Sc.* (7), t. VIII, p. 917-956, 2 pl.

Id. — L. Bordas, Anatomie de l'appareil digestif des Acridiens (tr. des *Pamphaginæ*) : *Zool. Anzeiger*, n° 525, 1897.

Id. — L. Bordas, Classification des Orthoptères d'après les caractères tirés de l'appareil digestif : *C. R. Acad. des Sciences*, t, CXXIV, 1897.

Id. — A. Möbusz, Ueber den Darmkanal des *Anthrenus-larve*, nest Bemerkungen zur Epithelregeneration : *Arch. Naturg. 63 Jharg*, p. 89-123, t. X.

Id. — R. Heymons, Ueber die Bildung und den Bau des Darmkanals bei Niederen Insecten : *Sitzgsber. Ges. Naturf. Fr.*, n° 7, p. 111-119, Berlin, 1897.

Id. — J.-C. Needham, The digestive epithelium of Dragonfly Nymphs : *Zool. Bull.* Boston; vol. I, 1897.

1898. — L. Bordas, L'appareil digestif des Orthoptères (morphologie, histologie et physiologie ; importance de cet organe pour la classification des Orthoptères) : *Ann. des Sciences nat., Zool.*, 8e série, t. V ; 1898 ; 200 p., 12 pl.

Id. — L. Bordas, Anatomie et histologie du rectum et des glandes rectales des Orthoptères : *C. R. Acad. des. Sciences*, t. CXXVI, p. 911-913.

Id. — L. Voinow, Sur le tube digestif des Odonates : *Bull. Académie de Roumanie*, Bucarest, 1898.

Id. — F. Henneguy, Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes : *Arch. Anat. micr.*, Paris, t. I, p. 481-496, 10 fig.

Id. — E. Verson, L'évolution du tube intestinal du Ver à soie : *Arch. Ital. de Biolog.*, t. XXVIII, p. 392-94.

Id. — C. Rengel, Ueber die periodische Abstossung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius* : *Zeitsch. fur Wiss. Zool.*, Bd. LXIII ; p. 440, etc. ; 1898.

Id. — W. Biederman, Digestion in the Meal Worm (*Tenebrio*) : *Journ. R. Micr. Soc.* London, 1899.

1898. — L. Rabito, Sull' origine dell'intestino medio nella *Mantis religiosa* : *Natur. Sicil.*, Ann. 2, p. 181-83, 1899.

Id. — Cuénot, Sur la région absorbante de l'intestin de la Blatte. Critique d'un travail de Metalnikoff : *Arch. Zool. Exp.; notes et revues*, 1898.

Id. — A. Lécaillon, Sur l'endoderme des Insectes : *Bull. Soc. Philom. Paris* ; (8), t. IX, p, 103-124, 1897.

Id. — B.-N. Voinow, Épithélium dig. des nymphes d'*Æschna* et tube digestif des Odonates : *Bull. Soc. Sc. de Roumanie*, 1898.

1899. — E. Schwartze, Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren : *Zeitsch. fur Wiss. Zool.*, Bd. 66, p. 450-96, 4 pl., 1899.

Id. — Al. Nazari, Ricerche sulla struttura del tubo digerente e sul processo digestivo del *Bombyx mori* : *Ricerche Lab. Anat. Roma*, vol. VII ; p. 75-85 ; pl. 3-4.

Id. — O.-A. Sayce, On the structure of the alimentary System of *Gryllotalpa australis* Erichs : *Proc. R. Soc. Victoria*, Melbourne, vol. XI, p. 111, pl. 9-10, 1899.

Id. — W. Karawaiew, Ueber Anatomie and Metamorphoses des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum* : *Biol. Centralb.*, 19 Bd., p. 122.

1900. — L. Bordas, Sur le revêtement épithélial cilié de l'intestin moyen et des cæcums intestinaux chez les Insectes : *Bull. Soc. Entomol. de France*, n° 1, p. 25-27, 1900.

Id. — L. Bordas, Étude sur l'appareil digestif du *Brachytrupes Achatinus* Stoll : *C. R. Ac. des Sciences*, t. CXXXI.

1901. — A. Berlese, Intorno alla rinnovazione dell'epitelio del mesenteron negli Artropodi tracheati : *Monit. Zool. Ital.*, 12e année, p. 1882-86.

Id. — L. Bordas, Morphologie de l'appareil digestif des Dytiscides : *C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXXII.

Id. — S. Gorka, Beiträge zur Morphologie und physiologie des Verdauungsapparates der Coleopteren : *Allg. Zeit. Entom.*, Bd. 6, p. 339-340, 1901.

Id. — L. Bordas, Insertion des tubes de Malpighi chez les Grillidæ : *Bull. de la Soc. Entom. de France*, n° 13, 1901.

1902. — G. Gadd, Ueber den Bau des Darmkanals bei den larven von *Aphrophora spumaria* L. : *Trav. Soc. Naturalistes*, Saint-Petersbourg, vol. XXXII, p. 84-95.

Id. — Paul Deeneger, Anmerkung zum Bau der Regenerations-crypten des Mitteldarmes von *Hydrophilus* : *Zoolog Anzeiger*, 25 Bd, p. 273-275.

Id. — L. Bordas, Sur l'appareil digestif de quelques Lépidoptères : *C. R. Soc. Biologie de Paris*, p. 769-771, 1992.

Id. — L. Bordas, Structure des tubes de Malpighi, du réceptacle urinaire et du canal excréteur (urètre) des Gryllidæ : *Bull. Soc. Entom. de France*, n° 16, p. 271-73.

1902. — Léger et Duboscq, Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes : *Arch. Zool. expériment.*, t. X, Notes, p. 36-42.

Id. — W. Sedlaczet, Ueber den Darmkanal der Scolytiden : *Centralb. Gesammte Forstwesen*. Vien, 23 p., 1902.

Id. — L. Bordas, Variations morphologiques et anatomiques présentées par le gésier chez quelques Coléoptères : *C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXXV, p.982-985.

Id. — P. Vignon, Recherches de cytologie générale sur les épithéliums, *Thèse doctorat*, Paris, 1902.

Id. — L. Bordas, Tube digestif de la nymphe d'*Acherontia atropos* : *C. R. Soc. Biol. Paris* ; p. 1495-1497, 1902.

1902. — E. Bugnion, Recherches histologiques sur le tube digestif du *Xylocopa violacea* : *C. R. Soc. Helv. Sc. Nat.*, p. 158-161, 1902.

1903. — A. Veneziani, Sulla sostanza colorante dei tubi malpighiani degli Insetti. *Nota prel.* Bologna, 12 p. (*Locusta*, *Blaps*, *Gryllotalpa*, *Hydrophilus*).

1903. — C.-B. Simpson, The alimentary canal of certain Lepidopterous Larvæ : *Proc. Ent. Soc. Washington*, vol. V, p. 72, 1903.

Id. — L. Semichon, La sécrétion de l'intestin moyen du *Bombus agrorum* : Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, t. VIII, p. 527.

Id. — L. Bordas, Les glandes salivaires de la nymphe de *Sphinx convolvuli* : *C. R. Soc. Biol.*, *Paris*, p. 141.

Id. — L. Bordas, L'appareil digestif de l'*Arctia caja* : *C. R. Soc. Biol.*, *Paris*; t. LV, p. 676.

Id. — L. Launoy, Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la Sécrétion (cellules à venin, cell. à enzyme) : *Ann. des Sc. nat. Zool.*, 8e série, t. XVII, 1903.

Id. — L. Bordas, L'appareil digestif des *Silphidæ* : *C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXXVII ; p. 344-346.

Id. — A. Porta, La funzione pancreo-epatica negli Insetti : *Anat. Anzeig.* Bd. XXIV ; p. 97-111.

Id. — C. Rengel, Ueber den zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der Aculeaten Hymenopteren : *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, 75 Bd., p. 221-232, 193.

1904. — A. Veneziani, Note sulla struttura istologica e sul mecanismo d'escrezione dei tubi di Malpighi : *Monit. Zool. itali. Anno 14*, p. 322.

Id. — L. Bordas, L'appareil digestif des Arctiidæ (*Spilosoma fuliginosa* L.) : *C. R. Soc. Biol.*, *Paris*, t. LVI.

Id. — L. Bordas, Anatomie et structure histologique du tube digestif de l'*Hydrophilus piceus* et de l'*Hydrous caraboides* : *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. LVI, p. 1100.

Id — L. Bordas, Sur les glandes mandibulaires de quelques larves de Lépidoptères : *C. R. Soc. Biol.*, *Paris*, t. LVII, p. 474.

Id. — Deegener, Die Entwicklung des Darmcanals der Insecten whärend der Métamorphose. Teil I : *Cybister roeseli* Curt. : *Zool. Jahrbücher*, vol. XX ; *Anatomie*, p. 657, 1904.

Id. — Schwangart, Studien zur Entodermfrage bei Lepidopteren : *Zeitsch. f. Wissens Zool.* Bd. LXXVI, p. 167-213 ; 2 pl.

Id. — J. Hirschler, Weitere Regenerations-Studien au Lepidopterenpuppen : *Anat. Anzeig.* 25 Bd., p. 417-435, 5 fig.

1905. — F. Schwangart, Zur Entwickelungeschichte der Lepidopteren : *Biolog. Centrablatl*, 25 Bd., p. 721-729.

Id. — L. Bordas, Sur quelques points d'anatomie du tube digestif des *Nepidæ* (*Nepa cinerea* L.) : *C. R. Soc. Biologie*, Paris, t. LVIII, p. 169.

Id. — L. Bordas, L'intestin antérieur (jabot et gésier) de la Xylocope (*Xylocopa violacea* L.) : *Bull. de la Soc. scientifique et médicale de l'Ouest*, t. XIV ; p. 232-251, avec 9 fig., 1905.

Id. — E. Bugnion, L'Estomac du *Xylocopa violacea* : *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, 20 p., Berne, 1905.

Id. — E. Verson, Zur Entwicklung des Verdauungscanals bei *Bombyx mori* : *Zeitschr. für Wiss. Zool.*, 82 Bd., 1905.

Id. — L. Bordas, Morphologie générale et étude anatomique de la larve d'*Io Irene*, Chenille séricigène de la Guyane française : *Annales Institut colonial de Marseille*, 1905, p. 267-400 ; 38 fig. et 1 pl.

1905. — L. BORDAS, Le jabot et le gésier de quelques *Vespidæ* : *Zeits für Wissensch. Incktenbiologie*, I Bd., 1905 ; mémoire de 25 p. et 12 fig.

1905. — A. VENEZIANI, Valore morfologico e fisiologico dei tubi malpighiani (Mécanisme de l'excrétion) : *Redia*, vol. II, p. 117-203, pl. 18-20, 1905.

1606. — KARL VESCHÉ, Anatomie eines *Argynis*, etc., *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 84 Bd., p. 95-138, pl. 7 et 8.

ID. — W. FOLSOM et WELLES, Epithelial Degeneration, Regeneration and Secretion in the Midintestine of Collembola : *Univers. Studies*, vol. XI, n° 2, p. 31, 6 pl. Urbana, 1906.

ID. — L. BORDAS, Morphologie de l'appareil digestif de la larve d'Anthonome : *C. R. Soc. Biol*, Paris.

ID. — L. BORDAS, L'ampoule rectale des Dytiscides : *C. R. Soc. Biologie*, Paris, t. LXI, p. 503.

ID. — RUSS, Die postembrionale Entwicklung des Darmkanals bei Tricbopteren (*Anabolia lævis*), Teil, der Mitteldarn : *Dissertation*, 1907, Berlin.

1908. — S. METALNIKOF, Recherches expérimentales sur les Chenilles de *Galleria mellonella* : *Arch. de Zool. expérimentale* ; (4) ; t. VIII, p. 499-588, 15 fig., pl. 17-21.

ID. — BERTH. KLATT, Die Trickterwarzen der Lipariden Larven : *Zoologische Jahrbücher*, Bd. XXVII, Heft. I, p. 135-170 ; pl. X-XII, 1908.

ID. — P. DEEGENER, Die Entwicklung des Darmkanals der Insecten während der Metamorphose : II Teil (*Malacosoma castrensis*) : *Zool. Jahrbücher, Anat.*, XXVIII ; p. 45-180, 1908.

ID. — L. BORDAS, Le cæcum rectal de quelques Hémiptères aquatiques : *Bull. de la Soc. zool. de France*, t. XXXIII, p. 27-31, 2 fig. texte, 1908.

ID. — SAMSON, Uber das Verhalten der vasa Malpighi und die excretorische funktion der Fettzellen, etc. : *Zool. Jahrb. Abth. Morph.* 26 Bd., p. 403-423, 2 fig., Pl. XXI-XXII.

1909. — P. DEEGENER, Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I Teil. *Deilephila euphorbia*, *Arch. f. Naturg.*, I Heft. p. 71-108, 1 pl., 1909.

1909. — J.-MC DUNNOUG, Uber den Bau des Darms und seiner anhäuge von *Crysopa perla* :*Archiv. fur Naturges*, p. 313-361 ; pl. X-XIV, 1909.

1910. — L. BORDAS, Considérations générales sur la morphologie de l'appareil digestif des larves des Lépidoptères : *Congrès Assoc. franç. pour l'avancement des Sciences*. Lille, 1909.

ID. — L. BORDAS, Les Tubes de Malpighi des larves des Lépidoptères : *C. R. Acad. des Sciences*, Paris, t. CL, p. 737-740.

1911. — L. BORDAS, Structure histologique de l'appareil digestif des Chenilles des Lépidoptères : *C. R. Ac. des Sciences*, Paris ; t. CLII, p. 212-215, 1911.

EXPLICATION DES PLANCHES

Appareil digestif et tubes de Malpighi des larves des Lépidoptères.

PLANCHE X

L'appareil digestif et les tubes de Malpighi des Chenilles de Sphingidæ, d'Arctiidæ, de Liparidæ, de Notodontidæ, de Nymphalidæ, etc.

Fig. 1. — Tube digestif de la larve d'*Acherontia atropos* L. — *A*, représente la face dorsale de la partie antérieure de l'intestin moyen ; *œ*, œsophage, *Im*, intestin moyen, portant à son origine un bourrelet annulaire, formé par une série de tubercules hémisphériques *b*. — *B*, ensemble du canal alimentaire ; *œ*, œsophage ; *Sm*, sillon médian dorsal, contenant deux faisceaux musculaires longitudinaux accolés ; *Tm*, tubes de Malpighi et réservoir urinaire *ru* ; *Ip*, intestin postérieur, comprenant plusieurs régions ; *R*, rectum et orifice anal *a*.

Fig. 2. — Appareil digestif larvaire de *Spilosoma fuliginosa* L. — *Md*, mandibules ; *ph*, pharynx, avec faisceaux musculaires latéraux *m* ; *œ*, œsophage ; *Ia*, int. antérieur ; *Im*, intestin moyen et intestin terminal *Ip* ; *av*, orifice anal ; *Tm*, tubes de Malpighi, avec réservoir urinaire *Ru*. La première partie *b* des tubes de Malpighi est cylindrique, tandis que la seconde moitié *a* est variqueuse et moniliforme ; *d*, bourrelets situés à l'origine de l'intestin moyen.

Fig. 3. — Ensemble de l'appareil digestif de la larve de *Cnetocampa processionea* L. — *œ*, œsophage ; *Ia*, intestin antérieur ; *b*, bourrelets hémisphériques situés à l'origine de l'intestin moyen *Im* : *Sm*, sillon dorsal ; *Tm*, tubes de Malpighi et réservoir urinaire *Ru* ; *a* et *b*, deux renflements de l'intestin postérieur *Ip* ; *pa*, fausses-pattes postérieures.

Fig. 4. — Appareil digestif larvaire du *Stauropus fagi* L. — *gc*, ganglions cérébroïdes ; *œ*, œsophage ; *Ia*, intestin antérieur ; *Im*, intestin moyen, avec sillon dorsal *b* ; *Ip*, intestin terminal, avec tubes de Malpighi *Tm* et réservoir urinaire *Ru* ; *a*, anus.

Fig. 5. — Vue interne de la région comprise entre les intestins moyen et terminal de Chenille de *Vanessa Io* L. — *im*, intestin moyen et *ip*, origine de l'intestin postérieur ; *bd*, bourrelet portant de nombreuses dents chitineuses et limitant le bord libre de la valvule ; *ps*, plage sétigère, située à l'origine de l'intestin terminal et pourvue de nombreuses petites dents cornées ; *Rl*, replis longitudinaux de l'intestin postérieur.

Fig. 6. — Extrémité postérieure de l'intestin moyen et origine de l'intestin postérieur (larve de *Vanessa Io* L.). — *pi*, paroi de l'intestin moyen avec replis internes *r* ; *va*, valvule à bords sinueux séparant les deux parties intestinales ; *o*, orifice valvulaire, irrégulier ; *ip*, intestin terminal, avec *Tm*, conduit efférent impair des tubes de Malpighi.

Fig. 7. — Mode d'insertion des tubes de Malpighi chez la larve de *Zeuzera aesculi* L. — *R*, renflement terminal d'un faisceau malpighien, avec son orifice *o*, à l'origine de l'intestin terminal *it* ; *Va*, valvule formée par des replis intestinaux et comprise entre les deux parties de l'intestin.

PLANCHE XI

Appareil digestif et tubes de Malpighi des larves des Lépidoptères (Noctuidæ, Tortricidæ, Saturnidæ).

Fig. 1. — Ensemble de l'appareil digestif d'*Hadena monoglypha* Hufn. — *œ*, œsophage ; *r*, replis placés à l'origine de l'intestin moyen *Im* ; *Tm*, tubes de Malpighi, avec réceptacle urinaire *Ru* ; *It*, intestin terminal recouvert par les tubes de Malpighi *Tm*, entourant également l'ampoule rectale *ar*.

Fig. 2. — Tube digestif de *Carpocapsa pomonella* Fr. — *œ*, œsophage ; *œr*, partie renflée de l'œsophage ; *Im*, intestin moyen, avec sa région postérieure conique *a* : *Ip*, intestin terminal et sa partie initiale cylindrique *b* ; *Tm*, tubes de Malpighi, au nombre de deux de chaque côté ; *an*, anus.

Fig. 3. — Portion de coupe verticale de l'extrémité postérieure du pharynx de Chenille d'*Io Irene* Boisduval. — *Ec*, épithélium chitinogène, formé d'une seule assise de cellules ; cet épithélium, qui forme de nombreux replis, repose sur une lamelle conjonctive ou *membrane basale mb* ; *n*, noyaux cellulaires ; *ml*, muscles longitudinaux ; *mc*, couche musculaire circulaire ; la cuticule ou *intima* chitineuse interne est très épaisse et comprend : une zone interne *ci*, hyaline, transparente et portant, çà et là, de petits crochets *e*, et une zone externe *ce*, finement striée. Les deux régions ne sont pas nettement séparées.

Fig. 4. — Partie antérieure de l'intestin et du système nerveux sympathique de la larve d'*Io Irene*. — *p*, pharynx ; *o*, œsophage ; *gc*, ganglions cérébroïdes ; *co*, collier œsophagien ; *nf*, nerf frontal, qui émet, en avant, le nerf fronto-antérieur *i* ; *α*, ganglion frontal ; *np*, nerf pharyngien supérieur ; *nl*, nerf labial (du labre) ; *no*, nerf des ocelles et des antennes ; *nt*, nerf latéro-pharyngien ; *nr*, nerf récurrent qui part du ganglion frontal *α*, passe sous les ganglions sus-œsophagiens *gc*, et s'applique contre les parois médio-dorsales du pharynx et de l'œsophage.

Fig. 5. — Section transversale de l'œsophage (région médiane) de la larve d'*Io Irene*. — *c*, cavité œsophagienne ; *i*, cuticule chitineuse interne, avec ses nombreux replis ; *ec*, épithélium chitinogène ; *mb*, membrane basilaire ; *ml*, muscles longitudinaux, espacés çà et là ; *mc*, épaisse musculature circulaire.

Fig. 6. — Embouchure des tubes de Malpighi d'*Hadena monoglypha* Hafn. — *tm*, tubes de Malpighi, avec réservoir *r* et canal terminal *a* ; *Im*, intestin moyen et *Ip*, intestin postérieur, avec partie initiale rétrécie *c*.

PLANCHE XII

Appareil digestif et tubes de Malpighi des larves des Papillons (Saturnidæ, Sphingidæ, Tortricidæ, Arctiidæ).

Fig. 1. — Pharynx et partie antérieure œsophagienne d'*Io Irene*. On a débarrasé la tête de ses organes, à l'exception de la partie antérieure de l'intestin et des muscles adducteurs *m* des mandibules. — *Ph*, pharynx, sur les parois dorsales duquel on voit l'insertion de quelques faisceaux musculaires appartenant aux muscles dilatateurs supérieurs ; *Gf*, ganglion frontal du système sympathique ; *c*, ganglions cérébroïdes, avec collier œsophagien *co* ; *o*, œsophage, avec insertion de nombreux faisceaux musculaires *n* ; *nr*, nerf récurrent du système sympathique.

Fig. 2. — Coupe transversale schématique de l'intestin moyen d'*Acherontia atropos*, prise vers la partie médiane de l'organe. — *mp*, membrane péritonéale ; *fmd*, deux gros faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux ;

fmv, faisceaux ventraux ; *fml*, faisceaux latéraux ; *pi*, ensemble de la paroi intestinale ; *c*, cavité de l'intestin.

Fig. 3. — Région postérieure moniliforme des tubes de Malpighi de Chenille de *Sphinx convolvuli*. — La première moitié des vaisseaux urinaires larvaires du *Sphinx convolvuli* est à peu près régulièrement cylindrique ; mais, dans leur seconde moitié, ces organes *tm* deviennent irréguliers, variqueux, moniliformes et présentent de nombreux cæcums latéraux *b*. Ces derniers peuvent même atteindre une hauteur égale à celle du diamètre du tube.

Fig. 4. — Partie terminale des tubes de Malpighi de Chenille de *Carpocapsa pomonella* ; *Im*, extrémité postérieure de l'intestin moyen ; *Ip*, partie initiale de l'intestin terminal ; *Tm*, tubes de Malpighi, au nombre de *deux* seulement de chaque côté ; *b*, renflements moniliformes des vaisseaux urinaires ; *ci*, canal impair, sorte d'uretère présentant en *r* un renflement initial.

Fig. 5. — Coupe verticale, perpendiculaire à l'axe de l'extrémité postérieure du pharynx de la larve d'*Io Irene*. — *c*, cavité pharyngienne, très irrégulière ; *ie* et *it*, deux zones (externe et interne) que forme l'*intima* ; cette dernière porte, à sa surface, de fines épines cornées ; *ech*, épithélium chitinogène, composé de cellules aplaties à parois latérales indistinctes ; *n*, noyaux ; *mb*, membrane basale (*propria*) ; *ml*, muscles longitudinaux, peu nombreux et localisés à la base des replis ; *mc*, musculature annulaire, très épaisse et formée de plusieurs assises superposées.

Fig. 6. — Coupe transversale de l'intestin moyen de *Pleretes matronula*, au début de la nymphose. — *m*, membrane basale ; *ep*, épithélium intestinal ; *v*, nombreuses vacuoles cellulaires ; *n*, noyaux ; *ci*, bordure ciliée ; *mb*, membrane péritrophique ; *gl*, globules de sécrétion.

MORPHOLOGIE DES CÆCUMS
CHEZ LES OISEAUX
EN FONCTION DU RÉGIME ALIMENTAIRE

Par A. MAGNAN

L'examen de l'intestin des Oiseaux montre presque constamment la présence dans le voisinage du rectum de deux diverticules que l'on a appelés cæcums. Les dimensions de ces organes sont très différentes et leur longueur varie dans le rapport de 1 à 1000, ceux du Chardonneret (*Carduelis elegans*. Steph.) n'ayant que trois quarts de millimètre alors que ceux du Coq de bruyère (*Tetrao urogallus*. L.) atteignent 85 centimètres, tandis que les Perroquets, par exemple, en sont totalement dépourvus.

De son côté, l'étude morphologique de ces appendices, quand ils existent, nous révèle des variations notables qu'il faut chercher à expliquer. Tout cela nous amène d'emblée à classer les Oiseaux en trois groupes :

1° Ceux qui n'ont pas de cæcum ;

2° Ceux qui n'ont qu'un cæcum ;

3° Ceux qui ont deux cæcums.

Le troisième groupe peut à son tour se diviser en deux, suivant que l'on considère les Oiseaux à cæcums courts, ovoïdes ou cylindriques, et ceux à cæcums longs et tubulaires.

Mais les Oiseaux que l'on est conduit à grouper de cette façon appartiennent un peu à toutes les familles de cette classe de Vertébrés.

Par contre, l'étude des cæcums, si on l'entreprend en s'appuyant sur le régime alimentaire, nous amène à conclure que, pour des Oiseaux de même régime, il existe presque toujours une forme et une taille déterminée de ces diverticules.

Les Oiseaux offrent en effet une grande diversité de régimes.

Il est naturel de penser que les diverses alimentations agissent différemment sur le tube digestif et ses annexes, domaine véritable de leur action, ce que nous avons déjà démontré biométriquement (1). Nous allons nous en rendre compte en étudiant la morphologie externe des cæcums suivant les différents régimes.

Omnivores (*Canards*...) — Dans ce groupe, dont les individus se nourrissent d'herbes, de graines, de vers, de batraciens, la forme des cæcums s'observe constamment la même. Ces appendices sont allongés; s'ils diffèrent peu de la forme fondamentale, par contre leur longueur est variable.



Souchet (*Spatula clypeata*. Briss.) (omnivore) réduction 1/3.

Nous pouvons prendre comme type les cæcums du Souchet (*Spatula clypeata*. Briss.). Ils s'insèrent presque à la même hauteur et côtoient l'intestin auquel du mésentère les relie. Le cæcum droit est long de 12 centimètres, et le gauche de $11^{cm},8$. Tous les deux ont la forme d'une gousse de vanille et sont de couleur verdâtre. De l'intestin part de chaque côté un pédicule d'environ 4 centimètres de long et de 2 millimètres de diamètre. Puis vient un renflement de 5 à 7 millimètres de dia-

(1) A. Magnan. — Le tube digestif et le régime alimentaire des Oiseaux. *Coll. de morphol. dynamique*, Hermann et fils, Paris 1911.

mètre qui se termine, pour chaque cæcum, en doigt de gant (1).

Les cæcums de l'Oie (*Anser ferus*. Schaeff.), ainsi conformés, mesurent 18 et 20 centimètres.

Chez le Milouin (*Aethya ferina*. L.) les cæcums ont 12cm,5 et 11cm,3 de long. Ce sont des appendices reproduisant la forme fondamentale avec une série de dilatations que séparent autant d'étranglements.

Le Canard carolin (*Aex sponsa*. L.) a deux longs cæcums mesurant 9cm,3 et 8cm,5, en forme de tube cylindrique.

Le Pilet (*Dafila acuta*. L.), la Sarcelle (*Querquedula circia*. L.), Le Siffleur (*Mareca penelope*. L.) ont des cæcums identiques mesurant respectivement : 10cm,7 et 10 centimètres, 5cm,4, et 24 centimètres.

Le Nandou (*Rhea americana* L.) possède deux cœcums très allongés et très gros. Ils commencent par deux tubes boudinés à nombreux plis transversaux qui les font ressembler à un chapelet. Au milieu se trouve une forte dilatation qui n'intéresse que leur face externe. Ils se terminent par un tube effilé à son extrémité et moins large que le reste. Le cæcum droit a 60 centimètres de long et le gauche 54. Tous les deux sont situés à 34 centimètres de l'ampoule rectale. Intérieurement ils présentent tout un système de replis qui les fait res-



Nandou (*Rhea americana*. L.) (omnivore) réduction 5/6.

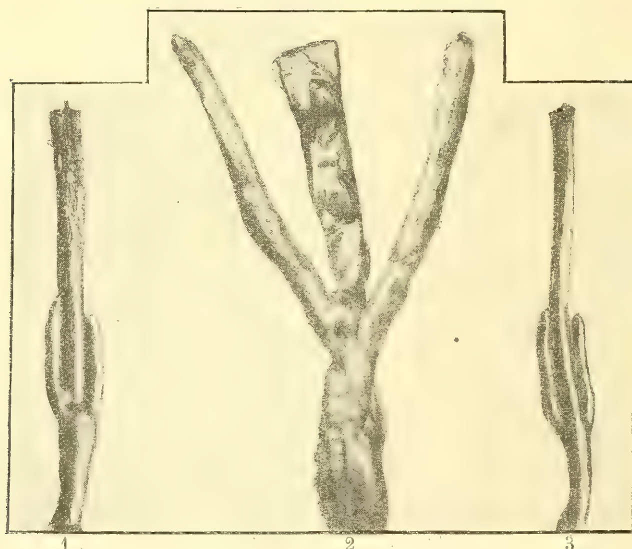
(1) Nous ne donnons pas ici les poids des Oiseaux décrits. A ce sujet nous renvoyons aux données de l'Appendice.

sembler à un intestin de Sélacien avec sa valvule spirale.

Piscivores. — Par contre, les Palmipèdes marins qui composent cette série ont tous des cæcums courts et accolés à l'intestin. Quelquefois ces appendices s'allongent légèrement comme chez le Harle (*Merganser serrator.* L.), ou disparaissent comme chez le *Martin-pêcheur* (*Alcedo ispida.* L.), mais ce sont là des exceptions.

Le type de ces organes est réalisé chez le Goéland argenté (*Larus argentatus.* Brünn.), qui possède deux cæcums cylindriques et courts, en forme de saucisson, insérés par un de leur bout à la même hauteur sur l'intestin. Le cæcum droit a $0^{cm},95$, et le gauche $0^{cm},85$ avec $2^{mm},5$ de large. Ils sont situés à 3 centimètres de l'ampoule rectale.

On peut signaler comme espèces à cæcums identiques :

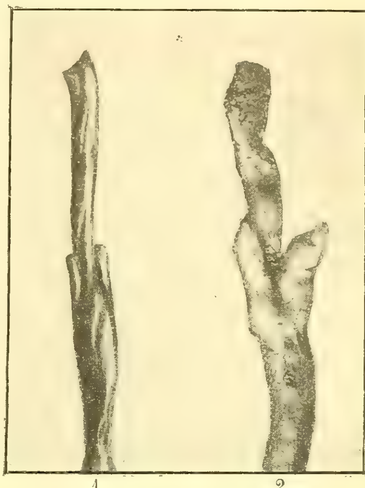


1. Guillemot (*Uria troile.* L.) (piscivore) grandeur naturelle. — 2. Pélican (*Pelecanus rufescens.* Gm.) (piscivore) grandeur naturelle. — 3. Pingouin (*Alca torda.* L.) (piscivore) grandeur naturelle.

Le Macareux (*Fratercula arctica.* L.), dont les cœcums mesurent $1^{cm},2$ et $1^{cm},3$.

Le Pingouin (*Alca torda.* L.), et le Guillemot (*Uria troile.* L.) dont les appendices cæcaux ont respectivement 2 centimètres et $1^{cm},8$, et $1^{cm},6$ et $1^{cm},4$.

Le Pingouin du Cap (*Spheniscus demersus.* L) a deux cæcums en forme de canines, insérés sur la face ventrale de l'intestin et accolés par leur bord interne. Leur partie supérieure est infléchie vers l'abdomen ; ils sont situés à la même hauteur et ressemblent à un grain de café mesurant $1^{cm},7$ sur $1^{cm},1$.



1. Macareux (*Fratercula arctica.* L.) (piscivore) grandeur naturelle. — 2. Pingouin du Cap (*Spheniscus demersus.* L.) (piscivore) grandeur naturelle (cæcums séparés).

Le Pélican brun (*Pelecanus rufescens.* Gm.) fait transition entre les Piscivores et les Canards. Il a les mœurs de l'un et de l'autre groupe. Il se nourrit de poissons, mais est plutôt un Oiseau terrien, vivant près des eaux saumâtres. Il a deux cæcums en doigt de gant, pas très longs, cylindriques, insérés à la même hauteur, à 6 centimètres de l'ampoule rectale. Ils mesurent $4^{cm},9$ et $4^{cm},6$ de long sur $4^{mm},5$ de large.

Carnivores. — Chez les Carnivores, ou Rapaces diurnes en général, on trouve des cæcums courts, quelquefois très petits, qui contrastent étrangement avec la taille souvent considérable de ces Oiseaux. Ainsi le Vautour (*Gyps fulvus.* Gm.), qui pèse 7689 grammes, a des cæcums qui ne mesurent que 7 et 9 millimètres.

On peut séparer les Carnivores en deux groupes :

1° Ceux qui ont deux cæcums ;

2° Ceux qui n'en ont pas ;

sans qu'il soit possible de dire pourquoi il y en a et pourquoi ils font défaut. Quand ils existent, ils sont toujours visibles à première vue, si l'animal est frais, sauf peut-être chez la Crécerelle (*Tinnunculus alaudarius*, Gm.), où on les distingue avec difficulté.

Le Caracara (*Polyborus tharus.* Mol.) nous fournit le cæcum type des Carnivores. Il possède deux appendices inégaux en forme de doigt de gant. Le cæcum droit a 1 centimètre de long

et 3 millimètres de large, le gauche 8 millimètres de long.

Signalons les autres espèces à cæcums identiques :

La Buse (*Buteo vulgaris.* Leach), dont les cæcums mesurent 4 millimètres.

L'Épervier brun (*Accipiter fuscus.* Gm.), dont les cæcums



1. Bateleur (*Helotarsus ecaudatus.* Daud.) (carnivore) grandeur naturelle. — 2. Buse (*Buteo vulgaris.* Leach.) (carnivore) grandeur naturelle.



1. Caracara (*Polyborus tharus.* Mol.) (carnivore) grandeur naturelle. — 2. Crécerelle (*Tinnunculus alaudarius.* Gm.) (carnivore) grandeur naturelle. — 3. Aguia (*Geranoetus melanoleucus.* Vieill.) (carnivore) grandeur naturelle.

mesurent 5 millimètres et 3 millimètres de long sur $1^{mm},5$ de large.

La Crécerelle (*Tinnunculus alaudarius.* Gm.) a deux petits cæcums presque accolés l'un à l'autre sur la face ventrale de l'intestin. Ils sont aplatis et mesurent de 1 à 2 millimètres de long. Ils ne sont visibles qu'à l'état frais.

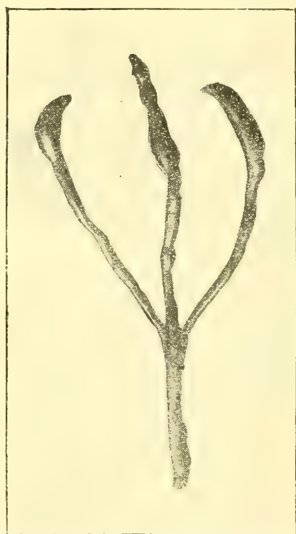
La Catharte (*Catharista atrata.* Bartr.), le Gerfaut (*Hierofalco gyrfalco.* L.), l'Aigle à queue barrée (*Misaetus fasciatus.* Vieill.) et le Martin-chasseur (*Dacelo gigas.* Bodd. *Passereau*) en sont totalement dépourvus.

Carnivores insectivores. — Les Rapaces nocturnes qui composent cette série ont des cæcums très développés.

La Hulotte (*Syrnium aluco.* L.), que nous pouvons prendre comme exemple, a deux appendices cæcaux très longs situés à

4 centimètres de l'ampoule rectale. Les cæcums ont $10^{cm},6$ de long. Ils sont formés de deux parties : de l'intestin part de chaque côté un tube arrondi d'environ 6 à 7 centimètres de long sur 2 millimètres de diamètre. Ces deux tubes se continuent par une partie dilatée en forme de massue, mais la dilatation ne porte que sur la face externe du cæcum qui, à cet endroit, possède une tunique plus mince.

Citons encore la Chevêche (*Athene noctua.* Scop.) et le Grand-duc (*Bubo ignavus.* Forst.) dont les cæcums mesurent respectivement 6 centimètres et $6^{cm},5$, et 13 centimètres.



Chevêche (*Athene noctua.* Scop.) (carnivore insectivore) réduction 1/4.

Granivores. — Ce groupe présente des différences considérables relativement à la longueur des cæcums. Les uns sont fort longs et les autres très courts. Il n'est pas rare de n'en pas trouver du tout comme chez la Colombe zébrée (*Geopelia striata.* L.). Par contre, le Coq de bruyère (*Tetrao urogallus.* L.), possède deux cæcums qui mesurent 85 et 83 centimètres.

On peut établir dans ce groupe deux subdivisions :

1° Les Gallinacés, vivant surtout à terre.

2° Les Colombins, animaux bons volateurs.

Les premiers ont toujours des cæcums allongés, reliés à l'intestin par du mésentère, tandis que les seconds ont des cæcums courts, accolés à l'intestin.

Dans le premier groupe, nous signalerons :

Le Colin de Californie (*Lophortyx californicus.* Shaw.), qui a deux cæcums en forme de longs tubes présentant de petits étranglements et terminés un peu en massue. Ces cæcums ont la particularité d'être scutellés; ils sont en effet divisés par une série de petites lignes blanches en un grand nombre de petits losanges. Ils mesurent $6^{cm},6$ et $6^{cm},2$.

Le Lagopède (*Lagopus albus.* Gm.), qui possède deux cæcums

très intéressants. Ce sont, avec ceux de la Poule des prairies (*Tympanuchus cupido*. L.), les plus longs que j'aie trouvés



Coq de bruyère (*Tetrao urogallus*. L.) (granivore) réduction 4/5.



Faisan (*Phasianus colchicus*. L.) (granivore) réduction 3/5.

comparativement à la grosseur de l'animal. Ils mesurent respectivement 72 et 73 centimètres. et 73 et 75 centimètres. Successivement légèrement dilatés et étranglés, ils sont terminés en pointes et offrent ce signe distinctif d'être parcourus dans le sens de la longueur par 6 à 8 lignes blanches.

La Caille (*Coturnix communis*. Bonn.) dont les deux cæcums, terminés plus ou moins en massue, sont longs de 13 centimètres.

A côté de ce groupe se place celui des Colombins à cæcums courts.

La Tourterelle (*Turtur auritus*. Ray.) a deux petits cæcums

cylindriques en forme de doigt de gant, insérés presque à la même hauteur et accolés à l'intestin. Ils ont un peu plus de 4 millimètres de long sur 1 millimètre de large.

Le Pigeon sauvage (*Columba livia*, Briss.) en a deux de forme ovoïde, mesurant 7 millimètres de long sur 2 millimètres de large.



Pigeon bizet (*Columba livia*. Briss.) (granivore) grandeur naturelle.

Les cæcums manquent chez la Colombe zébrée (*Geopelia striata*. L.).

Frugivores. — Les Oiseaux qui constituent cette série sont tous dépourvus de cæcums.

Carnivores piscivores. — Les grands Échassiers, qui forment ce groupe sont caractérisés par la présence en général d'un seul cæcum, le gauche. Le cæcum droit a disparu sans laisser la moindre trace.

Le type nous est fourni par l'Aigrette (*Herodias alba*. L.). Elle n'a qu'un cæcum ovoïde que l'on peut tout à fait comparer à un bourgeon pointant d'une branche. Il mesure 8^{mm},5 de long sur 4 millimètres de large et s'insère à 3^{cm},5 de l'ampoule rectale.



1. Marabout (*Leptoptilus crumeniferus*. Less.) (carnivore piscivore) réduction 1/4. — 2. Aigrette (*Herodias alba*. L.) (carnivore piscivore) réduction 1/4.

Signalons comme grands Échassiers n'ayant qu'un seul cæcum :

Le Butor (*Botaurus stellaris*. L.) à cæcum en doigt de gant, qui a fait l'intestin se couder, de 7^{mm},5 de long.

Le Bihoreau (*Nyticorax griseus*. Steph.), le Crabier (*Ardeola ralloides*. Scop.), le Héron cendré (*Ardea cinerea*. L.) avec un cæcum mesurant respectivement 6 millimètres, 3 millimètres et 1^{cm},5.

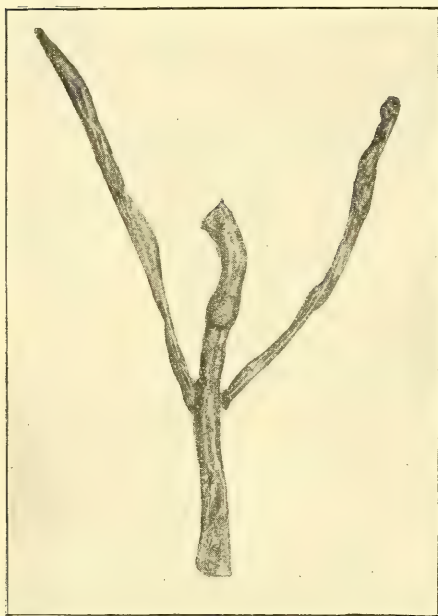
La Cigogne (*Ciconia alba*. Bechst.) possède deux cæcums en forme de bouteille dont le goulot les fixerait à l'intestin. Ils paraissent des protubérances du gros intestin encadrant l'intestin grêle très étroit. Ils ont 1 centimètre de long.

Le Marabout (*Leptoptilus crumeniferus*. Less.) a, lui aussi, deux

cæcums assez massifs. Ils ne sont pas insérés à la même hauteur, le gauche étant 5 millimètres plus bas que le droit.

Testacivores. — Dans ce groupe, formé presque exclusivement de petits Échassiers, la longueur des cæcums varie depuis $0^{cm},5$ jusque 34 centimètres, mais on peut affirmer que la généralité de ces oiseaux possèdent des cæcums longs dont quelques-uns plus raccourcis forment transition avec d'autres groupes.

Le Courlis cendré (*Numenius arcuatus.* L.) nous donne assez bien le type moyen. Il a deux cæcums assez longs : l'un de $7^{cm},5$, l'autre de $6^{cm},8$. Bien qu'insérés à la même hauteur, ils continuent à rester distincts en partie sur le gros intestin. Ils débutent par un tube étroit à la suite duquel ils se renflent.



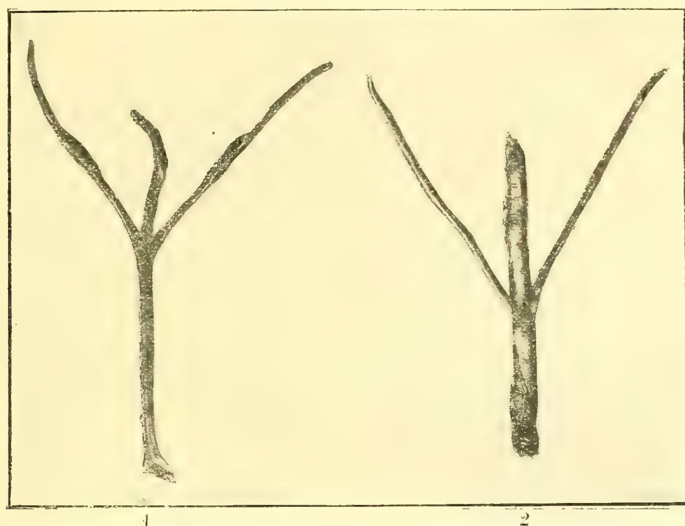
Courlis cendré (*Numenius arcuatus.* L.) (testacivore) réduction 1/4.

La majorité des petits Échassiers possèdent des cæcums identiques à ceux du Courlis. La dilatation peut n'occuper que le milieu du cæcum comme chez le Chevalier gambette (*Totanus calidris.* L.), ou les deux cæcums peuvent être régulièrement cylindriques et étroits comme chez le Combattant (*Pavoncella pugnax.* L.).

A côté de ce type général, on trouve quelquefois de petits cæcums qui forment le passage entre les Testacivores, qui se nourrissent d'animaux de marais ou de littoral, et les Piscivores. Ce sont, par exemple, ceux du Barge à queue noire (*Limosa lapponica.* L.) qui mesurent $1^{cm},5$ et $1^{cm},1$.

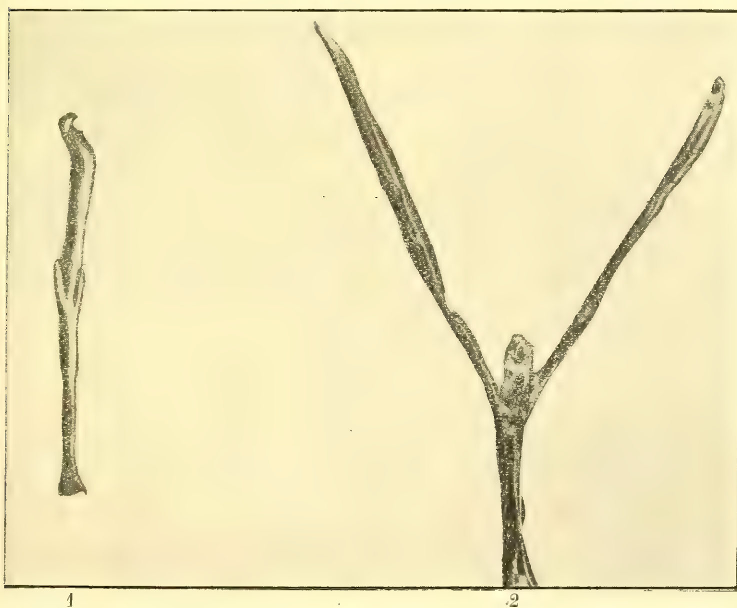
Enfin certains petits Échassiers, comme les Outardes (*Otis tetrax.* L.), font transition entre ce groupe et celui des Granivores. Elles possèdent deux cæcums très longs de 34 et 31 cen-

timètres, étranglés par place comme ceux de la Perdrix grise.



1. Chevalier gambette (*Totanus calidris.* L.) (testacivore) grandeur naturelle. — 2. Maubèche (*Tringa canutus.* L.) (testacivore) grandeur naturelle.

Omnivores (*Corbeaux*). — Cette série, dont les individus se



1. Chevalier aboyeur (*Totanus griseus.* Briss.) (testacivore) grandeur naturelle. — 2. Vanneau (*Vanellus capella.* Schaeff.) (testacivore) grandeur naturelle.

nourrissent de grains, viande, insectes, a une forme de cæcums

que l'on observe régulièrement. Ils consistent en deux appendices en doigt de gant, le gauche s'insérant généralement à 1 ou 2 millimètres plus bas que le droit.

Chez le Choucas (*Colaeus monedula.* L.), ils ont 8 millimètres et 7^{mm},5 de long sur 1^{mm},75 de large.

Chez la Pie (*Pica ecaudata.* L.) et le Geai (*Garrulus glandarius.* L.) les cæcums ont respectivement 5 millimètres et 1^{cm},2 de longueur.



1 2 3

1. Veuve (*Vidua paradisea.* L.) (insectivore) grandeur naturelle. — 2. Choucas (*Colaeus monedula.* L.) (omnivore) grandeur naturelle. — 3. Ignicolore (*Pyromela franciscana.* Isert.) (insectivore) grandeur naturelle.



1 2 3

1. Cini (*Serinus meridionalis.* Bonap.) (granivore insectivore) grandeur naturelle. — 2. Bouvreuil (*Pyrrhula europaea.* Vieill.) (granivore insectivore) grandeur naturelle. — 3. Chardonneret (*Carduelis elegans.* Steph.) (granivore insectivore) grandeur naturelle.

Granivores insectivores. — C'est ce groupe de Passereaux qui nous fournit les cæcums les plus petits. Si ces organes ont parfois 7 à 8 millimètres comme chez le Merle draine (*Turdus viscivorus.* L.), dans le plus grand nombre de cas ils ne dépassent pas 5 millimètres, et on en trouve qui n'ont même pas 1 millimètre comme chez le Chardonneret (*Carduelis elegans.* Steph.).

Presque toujours leur forme est ovoïde, ils paraissent alors implantés sur l'intestin ; quelquefois ils sont cylindriques et longent l'intestin. La fraîcheur des sujets en expérience est la condition indispensable pour apercevoir ces organes.

Le Bouvreuil (*Pyrrhula europaea.* Vieill.) réalise bien le type. Son cæcum droit est à 1 millimètre plus haut que le gauche. Ils sont ovoïdes et mesurent tous les deux 2 millimètres de long.

Insectivores. — La majorité des oiseaux de ce groupe présente, ainsi que le précédent, deux petits cæcums plus ou moins ovoïdes ou cylindriques, toujours courts.

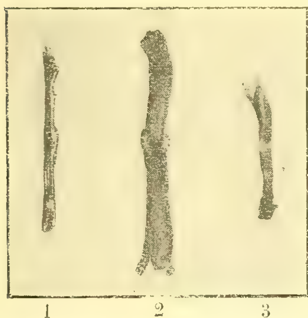


1. Pinson (*Fringilla cælebs.* L.) (granivore insectivore) grandeur naturelle. — 2. Rossignol du Japon (*Liothrix lutea.* Scop.) (insectivore) grandeur naturelle. — 3. Foudi (*Fundia madagascariensis.* L.) (insectivore) grandeur naturelle.

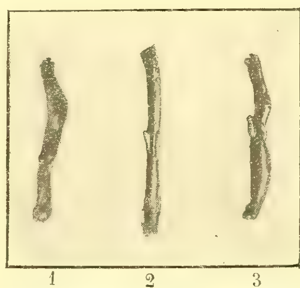


1. Moineau doré (*Passer luteus.* Licht.) (insectivore) grandeur naturelle. — 2. Carouge (*Molothrus bornariensis.* Gm.) (insectivore) grandeur naturelle). — 3. Cou-coupé (*Amadina fasciata.* Gm.) (granivore insectivore) grandeur naturelle.

Le Carouge (*Molothrus bornariensis.* Gm.) a deux gros cæcums



1. Gobe-mouche (*Muscicapa atricapilla.* L.) (insectivore) grandeur naturelle. — 2. Paroare (*Paroaria dominicana.* L.) (insectivore) grandeur naturelle). — 3. Cordon bleu (*Uræginthus phœnicotis.* Sw.) (insectivore) grandeur naturelle.



1. Troglodyte (*Anorthura troglodytes.* L.) (insectivore) grandeur naturelle. — 2. Fauvette (*Sylvia atricapilla.* L.) (insectivore) grandeur naturelle. — 3. Rouge-gorge (*Erythacus rubecula.* L.) (insectivore) grandeur naturelle.

en forme de saucisson, accolés à l'intestin à la même hauteur. Ils mesurent $4^{mm},5$ de long.

Par contre, le Rossignol (*Aedon luscinia.* L.) a deux cæcums minuscules qui figurent comme deux points sur l'intestin. Le

cæcum droit est à 1 millimètre au-dessus du gauche ; ils mesurent tous les deux 1 millimètre.

A côté de ce type classique se placent quelques types aberrants privés de cæcums comme les Pics.

Enfin quelques rares exemplaires possèdent deux cæcums allongés, blancs à la partie inférieure, brun-verdâtre dans l'ensemble, assez semblables à ceux des granivores comme les Cailles. Dans ce cas se trouve l'Engoulvent (*Caprimulgus europaeus.* L.) dont les cæcums mesurent 3^{cm},8 et 3^{cm},5.

Cette revue de la morphologie des cæcums nous montre que chaque régime alimentaire possède effectivement en gros une forme déterminée d'appendices et nous amène aux conclusions suivantes que nous résumons dans le tableau ci-joint :

1° Oiseaux sans cæcums.
- Frugivores.

2° Oiseaux à un seul cæcum.
- Carnivores piscivores.

3° Oiseaux à deux cæcums courts.
- Carnivores.
- Piscivores.
- Insectivores.
- Omnivores (Corbeaux).
- Granivores insectivores.

4° Oiseaux à deux cæcums longs.
- Testacivores.
- Granivores.
- Carnivores insectivores.
- Omnivores (Canards).

Il sera facile de se rendre un compte exact des dimensions et des formes des cæcums en se reportant à l'Appendice où nous donnons les nombres qui ont servi de base à notre étude effectuée sur 153 espèces d'oiseaux.

D'ailleurs la série des planches que nous publions plus haut met sous les yeux, d'une manière frappante, les variations morphologiques des appendices cæcaux.

De plus, nous ajouterons que les cæcums longs, propres aux régimes végétariens ou mixtes, sont creux et histologiquement comparables à l'intestin, tandis que les cæcums courts des oiseaux qui tirent leur alimentation de la faune sont pleins et à aspect glanduleux.

Il faut voir évidemment dans les grands cæcums un diver-

ticule du tube digestif. Leur étude le démontre : ils sont toujours remplis de déchets de la nutrition. On ne peut guère leur accorder qu'un rôle antitoxique puisque leur ablation ne trouble nullement la vie de l'animal.

Les petits cæcums, par contre, sont des organes dégénérés, sans plus aucune utilité. Ce sont de grands cæcums en régression, leur rôle ayant cessé par suite de la diminution et de l'évacuation rapide des résidus de l'alimentation. Leur absence dans certains cas justifie pleinement cette manière de voir. C'est ce que vient encore démontrer l'un des deux cæcums que nous avons trouvés chez un exemplaire de Héron pourpre (*Ardea purpurea.* L.), cæcum qui n'était plus formé que de sa tunique externe, le tissu lymphoïde ayant disparu.

Cette manière de voir paraît se trouver en défaut pour trois groupes qui échappent à la règle : les Rapaces nocturnes, les Colombins et les Frugivores.

Les Rapaces nocturnes ont deux longs cæcums, et cependant ils sont carnivores et insectivores. Les Colombins ont deux petits cæcums, quoique granivores ; enfin les frugivores sont dépourvus de ces appendices.

Cela nous amène à considérer les Rapaces nocturnes comme des granivores récemment adaptés au régime carné ; leurs tubes cæcaux sont en voie de régression. Cette manière de voir trouve un appui dans les modifications que Houssay (1) a obtenues en adaptant des poules au régime carné. *L'espèce nouvelle* qu'il a obtenue au bout de six générations possédait une morphologie interne, à mon avis, identique à celle des Rapaces nocturnes.

Par contre, les Colombins et les Frugivores me semblent des carnivores adaptés au régime végétarien. Les cæcums, qui étaient déjà dégénérés, ne se sont pas reformés.

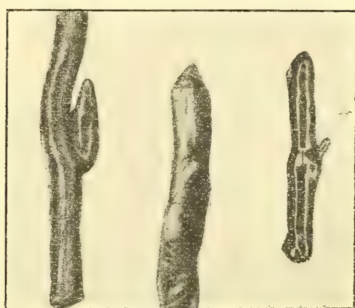
ÉTUDE DU TROISIÈME COECUM

Outre les cæcums qui sont au point de jonction de l'intestin grêle et du gros intestin, on trouve quelquefois sur l'intestin des oiseaux adultes un troisième cæcum.

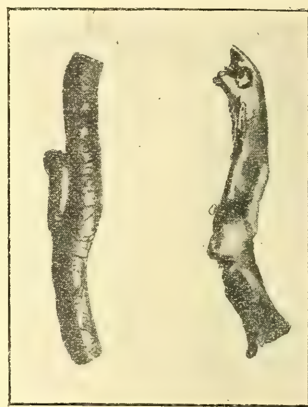
(1) Houssay. Étude sur six générations de poules carnivores, *Arch. zool. exp. et gén.*, t. IV, 3, 1907.

Il est trois groupes d'oiseaux chez lesquels on le rencontre de façon à peu près constante ; ce sont : les Canards, oiseaux omnivores ; les grands Échassiers, qui se nourrissent de viande et de poisson, et les petits Échassiers, qui vivent de Mollusques et de petits Crustacés.

Chez les Canards, le troisième cæcum à une forme tubulaire. Sa longueur varie de 4 millimètres (Souchet, *Spatula clypeata*. Briss.) à 8 millimètres (Morillon,



1. Courlis (*Numenius arcuatus*. L.) (testacivore) grandeur naturelle. — 2. Tinamou (*Rhynchotus rufescens*. Temm.) (granivore) grandeur naturelle. — 3. Vanneau (*Vanellus capella*. Schaeff.) (testacivore) grandeur naturelle.



1. Marabout (*Leptoptilus crumeniferus* Less.) (carnivore piscivore). — 2. Pélican (*Pelecanus rufescens*. Gm.) (piscivore) grandeur naturelle.

Fuligula cristata. Leach.), avec environ 2 à 3 millim. de largeur.

Les grands Échassiers possèdent un troisième cæcum plus long en grandeur absolue que celui des Canards. Certains mesurent $1^{cm},8$ comme chez la Cigogne (*Ciconia alba*. Bechst.), mais leur épaisseur est moindre et ne dépasse guère 1 millimètre ; de plus ils sont très accolés à l'intestin.

Le troisième cæcum des petits Échassiers rappelle par ses dimensions et sa forme celui des grands Échassiers ; nous lui avons trouvé 6 millimètres de long chez le Chevalier gambette (*Totanus calidris*. L.), et $1^{cm},3$ chez le Corlieu (*Numenius phaeopus*. Lath.).

La position de ce troisième cæcum sur l'intestin est variable, mais il est hors de doute qu'il se trouve toujours plus rapproché de l'ampoule rectale que du gésier. Nous donnons du reste ici quelques mensurations effectuées sur divers types.

A. *Palmipèdes d'eau douce.*

	Poids. — gr.	Distance du 3e cæcum au gésier. — centim.	Longueur de l'intestin. — centim.
Canard sauvage.........	1205	98	169
Souchet.................	342	133	227
Siffleur................	630	76	167
Oie.....................	8070	100	179
Morillon................	501	81	139
Pilet...................	779,50	55	97
Milouin.................	832,20	70	121

B. *Grands Échassiers.*

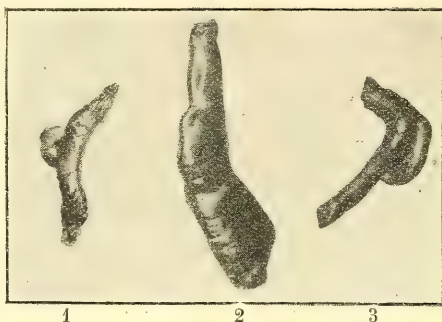
Cigogne blanche.........	3438	124	196
Spatule.................	1487	68	131
Héron pourpre..........	878	68	174
Héron bleu..............	1213,50	61	116
Butor...................	793,50	83	158
Marabout................	6120	155	255,5
Bihoreau................	386	36	80,5

C. *Petits Échassiers.*

Corlieu.................	232,60	28	55
Barge à queue noire.....	330,80	23	42
Poule d'eau.............	234,50	41	67
Râle d'eau..............	84	27	40,6
Bécot...................	50,90	16	29,3
Chevalier gambette......	88,10	41	63
Maubèche................	103,50	29	47
Chevalier aboyeur.......	117	55	78
Pluvier doré............	191	48	94,4
Barge rousse............	157,50	33	55
Combattant..............	199	16,5	40
Avocette................	293	44	83,9
Œdicnème criard.........	438	22	48,5
Râle de genêts..........	150	36	72
Courlis cendré..........	855	42	86
Vanneau.................	180	32	70

En dehors des Canards et des Échassiers, on constate la présence d'un troisième cæcum chez d'autres oiseaux adultes. Nous l'avons rencontré chez de nombreux carnivores, où cet appendice présente la forme allongée d'un ver soudé à l'intestin comme chez le Caracara, ou celle d'une loupe comme chez l'Aguia. Sa longueur ne dépasse pas, dans le premier cas, 1 centimètre; dans l'autre, elle n'atteint que 2 millimètres.

Nous avons découvert aussi l'existence d'un troisième cæcum chez le Tinamou (*Rynchotus rufescens.* Temm.) et chez quel-



1. Crécerelle (*Tinnunculus alaudarius.* Gm.) (carnivore) grandeur naturelle. — 2. Aguia (*Geranoetus melanoleucus.* Vieill.) grandeur naturelle. — 3. Caracara (*Polyborus tharus.* Mol.) (carnivore) grandeur naturelle.

ques piscivores. Nous donnons ci-joint les mensurations relatives à cet organe chez ces divers oiseaux.

	Poids. — gr.	Distance du 3e cœcum au gésier. — centim.	Longueur de l'intestin — centim.
A. *Granivores.*			
Tinamou	821,50	50	95,5
B. *Piscivores.*			
Puffin des Anglais	305,50	28	60,5
Fou de bassan	1 670	69	131,9
Pélican roux	3 334	111	191
C. *Carnivores.*			
Épervier	252	42	66
Caracara	1 209	74	130
Catharte	1 702	65	127
Aigle bateleur	2 095	63	134
Aigle aguia	2 125,50	62	127
Crécerelle	242,10	31	57
—	231	31,5	64

Cet appendice ne présente pas d'intérêt au point de vue de l'étude du régime. Il correspond, comme on le sait, à une portion du conduit ombilical qui a persisté. Après avoir possédé la structure de l'intestin, il a donné naissance à un organe sans utilité connue et où l'on a constaté la présence de glandes et de follicules clos. Ces observations viennent confirmer ce

que nous avançons, que les cæcums courts étaient de grands cæcums dégénérés.

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

La plupart des auteurs qui se sont occupés des cæcums ne se sont attachés qu'à décrire les appendices de telle ou telle espèce d'oiseaux exceptionnels. Nous citerons Buffon, Beddard, Crisp, Forbes... Mais les études d'ensemble sur la morphologie cæcale des oiseaux sont rares et encore n'échafaudent-elles le plus souvent leurs théories générales que sur des données incertaines ou trop frêles.

Buffon, qui voit une relation entre les cæcums et la taille de l'oiseau, croit que les grands oiseaux possèdent de longs cæcums tandis que les petits en ont de courts.

Home croit à un rapport étroit entre les dimensions du cæcum et la plus ou moins grande quantité de nourriture.

Carus déclare que les grands cæcums sont le résultat d'un régime végétarien, tandis que les cæcums brefs sont dus à une alimentation carnée.

Cuvier est un des rares auteurs qui ait, chez les Oiseaux, mesuré consciencieusement la longueur des cæcums en même temps que la longueur de l'intestin ; malheureusement, il n'a pas donné le poids des individus étudiés et il a comparé les longueurs trouvées à la longueur du corps prise du bec à l'anus, pratique erronée, car la longueur du cou varie chez les Oiseaux dans des proportions extrêmes.

Owen note chez les Rapaces diurnes de petits cæcums, et des cæcums développés chez les Rapaces nocturnes. Chez ces derniers ils viendraient de la nécessité de remédier à une digestion difficile.

D'après Gegenbaur les cæcums se présenteraient généralement chez les oiseaux au nombre de deux, tantôt sous forme de petites papilles, tantôt sous forme de longs tubes. Quelques genres seulement en seraient dépourvus.

Gadow donne le tableau suivant de l'influence du régime sur les cæcums :

1° *Insectivores purs et frugivores.* — Cæcums manquent ;

2° *Granivores et insectivores.* — Cæcums rudimentaires ;

3° *Carnivores.* — Intestin long sans cæcums, ou court à longs cæcums ;

4° *Piscivores et mangeurs de charognes.* — Sans cæcums ;

5° *Granivores purs.* — Sans cæcums ;

6° *Végétariens.* — Grands cæcums.

Oppel attribue le développement des cæcums à la nourriture végétale.

Maumus a étudié la morphologie des cæcums suivant les différents ordres d'oiseaux. Il admet que les Grimpeurs sont privés de cæcums. Chez quelques Rapaces nocturnes il a trouvé les chiffres suivants de longueur cæcale :

Grand-duc	10	centimètres.
Hulotte	9	—
Effraye	6	—

Il assigne aux Passereaux les plus petits cæcums, et aux Colombins généralement des cæcums courts ; certaines espèces en sont même dépourvues. Par contre, les Gallinacés offrent de longs cæcums, tandis que les Échassiers en ont souvent un unique.

Il répartit les Palmipèdes en deux classes :

1° Les Palmipèdes terrestres, à cæcums développés ;

2° Les Palmipèdes marins, à cæcums brefs.

Il donne, de plus, la description des cæcums de quelques Coureurs.

Le troisième cæcum a fait l'objet de peu d'études. Après Meckel, qui confirme les travaux de Marcatney et qui voit dans le troisième cæcum la survivance du conduit vitellin chez les oiseaux d'eau et de marais, il n'y a guère à citer que Maumus comme auteur ayant tenté une description un peu détaillée de cet organe.

En plus des différences d'interprétations qui peuvent exister avec nos résultats, et en plus des inexactitudes que nous avons pu relever, le grand et l'unique reproche à faire à ces auteurs est de n'avoir jamais publié de données numériques.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1749. Buffon. — Histoire naturelle, 1749-1789.
1810. Tiedemann. — Anatomie und naturgeschichte der Vögel. Heidelberg, 1810-1814.
1811. Macartney. — An account of an appendix to the small intestine of birds. *Philos. Trans.*, 1811.
1814. Home. — Lectures on comparative Anatomy Londres, 1814.
1821. Meckel. — System der vergleichenden Anatomie. Halle, 1821-1831.
1834. Carus. — Lehrbuch der vergleich. Zootomie Leipzig, 1834.
1835. Cuvier. — Leçons d'Anatomie comparée, Paris, 1835.
1837. Macgillivray. — Observations on the digestive organs of birds. *Magazine of Zool. and Botan.* V, 1.
1846. Siebold et Stannius. — Lehrbuch der vergleich. Anatomie, Berlin, 1846.
1861. Eberth. — Ueber die Follikel in der Blinddärmen der Vögel. *Würzb. Naturw. Zeitsch.*, t. II, 1861.
1866. Owen. — Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates. Londres, 1866-1868.
1866. Macgillivray. — On the Anatomy of Vertebrates, 1866.
1874. Gegenbaur. — Manuel d'Anatomie comparée, Tr. fr. Paris, 1874.
1879. Gadow. — Versuch einer vergleichenden Anatomie der Verdauungs systems der Vögel.
1886. Wiedersheim. — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Iena, 1886.
1889. Gadow. — On the taxonomic value of the intestinal convolutions in birds. *Proceed. of the zoolog. soc. of Lond.*, 1889.
1897. Oppel. — Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Iena, 1897.
1902. Maumus. — Les cæcums des Oiseaux. *Ann. d. sc. nat.*, année 77, série 8, t. XV.
1907. Houssay. — Variations expérimentales. Études sur six générations de poules carnivores. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. VI, série 4, 1907.
1907. Schepelmann. — Auf die gestaltende Wirkung versch. Ernährung auf die organe der Gans. *Arch. f. Entw. Mechanik.* Bd. XXI et Bd. XXIII, 1907.
1911. Magnan. — Influence du régime alimentaire sur les cæcums et le gros intestin des Oiseaux. *C. R. A. S.*, 8 mai 1911.
1911. Magnan. — Le tube digestif et le régime alimentaire des Oiseaux. *Coll. de Morph. dyn.* Paris, Hermann, 1911.

Omnivores (Canards.....).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Nandou..............	Rhea americana, L.	10555	Longs.	60	54	34
Cygne domestique. ..	Cygnus mansuetus, Sal.	8070	Longs.	38	38	16
Oie cendrée..........	Anser ferus, Schæff.	2342	Longs.	20	18,5	7
Canard sauvage.......	Anas boschas, L.	1205	Longs.	17	15,5	7
Canard milouin.......	Æthya ferina, L.	832,20	Longs.	12,5	11,3	5,5
Canard pilet....	Dafila acuta, L.	779,50	Longs.	10,7	10	5,5
Canard siffleur........	Mareca penelope, L.	630	Longs.	24	24	6
Canard morillon.......	Fuligula cristata, Leach.	501	Longs.	9,6	8,6	7
Canard carolin..... ..	Aex sponsa, L.	395,20	Longs.	9,3	8,5	5,5
Sarcelle d'été.........	Querquedula circia, L.	386,50	Longs.	5,4	5,4	5
Canard souchet.......	Spatula clypeata, Briss.	342	Longs.	12	11,8	4,5
Sarcelle d'hiver.......	Querquedula crecca, L.	385	Longs.	14,5	13,5	7,3

Carnivores.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Vautour fauve	Gyps fulvus, Gm.	7 689	Courts.	0,9	0,7	5
Aigle doré	Aquila chrysaetus, L.	3 712	Courts.	0,8	0,7	6
Aigle aguia	Geranoetus melanoleucus, V.	2 125,50	Courts.	0,5	0,4	6
Aigle bateleur	Helotarsus ecaudatus, Daud.	2 095	Courts.	0,9	0,7	7
Catharte noire	Catharista atrata, Bartr.	1 702	Manquent.	»	»	»
Caracara	Polyborus tharus, Mol.	1 209	Courts.	0,95	0,7	2
Faucon gerfaut	Hierofalco gyrfalco, L.	845	Manquent.	»	»	»
Buse vulgaire	Buteo vulgaris, Leach.	790	Courts.	0,4	0,4	4
Milan royal	Milvus ictinus, Savig.	720	Courts.	0,4	0,2	3
Aigle à queue barrée	Misaetus fasciatus, Vieill.	662	Manquent.	»	»	»
Busard pâle	Circus macrurus, Gm.	325	Courts.	0,2	0,2	2
Épervier brun	Accipiter fuscus, Gm.	297,30	Courts.	0,5	0,3	1,6
Épervier	Accipiter nisus, L.	260	Courts.	0,2	0,2	2
Faucon émerillon	Hypotriarchis aesalon, Tunst.	134	Courts.	0,2	0,2	2,2
Faucon crécerelle	Tinnunculus alaudarius, Gm.	220	Courts.	0,2	0,2	1,8
Martin-chasseur	Dacelo gigas, Bodd.	287,30	Manquent.	»	»	»

Piscivores.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Pélican roux..........	Pelecanus rufescens, Gm.	3 334	Longs	4,9	4,6	6
Pingouin du Cap......	Spheniscus demersus, L.	2 944	Courts.	1,85	1,6	6
Goéland manteau noir.	Larus marinus, L.	1 752	Courts.	0,8	0,8	9,5
Fou de bassan........	Sula bassana, Briss.	1 670	Courts.	0,6	0,6	5,9
Macreuse brune......	Œdemia fusca, L.	1 110	Courts.	1,6	1,4	12
Goéland manteau bleu.	Larus argentatus, Brunn.	806,45	Courts.	0,95	0,85	3
Harle huppé...........	Merganser serrator, L.	770	Longs.	4	3,2	5
Guillemot troile.......	Uria troile, L.	621,50	Courts.	1,6	1,4	2,5
Pingouin..............	Alca torda, L.	608,10	Courts.	2	1,8	2,5
Macareux moine.......	Fratercula arctica, L.	386	Courts.	1,3	1,2	3,6
Mouette à capuchon...	Larus melanocephalus, Natt.	364	Courts.	0,7	0,8	4,3
Puffin des Anglais.....	Puffinus Anglorum, Briss.	305,50	Courts.	0,65	0,55	2,3
Goéland à pieds bleus..	Larus canus, L.	290	Courts.	1	0,7	4,6
Sterne caugeck.......	Sterna cautiaca, Gm.	267	Courts.	0,6	0,5	3,5
Sterne hansel.........	Gelochelidon anglica, Mont.	175	Courts.	0,8	0,6	3
Guifette moustac......	Hydrochelidon hybrida, Pall.	96	Courts.	0,35	0,3	2,5
Sterne naine..........	Sterna minuta, L.	59	Courts.	0,35	0,3	1,5
Martin-pêcheur........	Alcedo ispida, L.	41,60	Manquent.	»	»	»
Mouette rieuse........	Larus ridibundus, L.	292	Courts.	0,9	0,8	7,3

Granivores.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Coq de bruyère.... ...	Tetrao urogallus, L.	4 140	Longs.	85	83	26
Tetras lyre...........	Lyrurus tetrix, L.	1 315	Longs.	59	58	19
Faisan...............	Phasianus colchicus, L.	1 290	Longs.	23,5	22,5	11,5
Poule des prairies.....	Tympanuchus cupido, L.	872	Longs.	52,5	52	15,5
Tinamou roussâtre....	Rhynchotus rufescens, Temm.	821,70	Longs.	19,2	17,5	8,5
Grouse	Lagopus scoticus, Lath.	530	Longs.	75	73	13,5
Gélinotte	Tetrastes bonasia, L.	387	Longs.	44	43	12,5
Pigeon bizet..........	Columba livia, Briss.	287	Courts.	0,7	0,7	2,7
Perdrix grise.........	Starna cinerea, Charl.	244,80	Longs.	18,2	17,3	5
Râle de genêts........	Crex pratensis, Bechst.	150	Longs.	3,2	2,7	4
Colin de Californie.....	Lophortyx californicus, Shaw.	158,25	Longs.	6,6	6,2	5
Caille................	Coturnix communis, Bonn.	101,25	Longs.	13	13	4,5
Tourterelle...........	Turtur auritus, Ray.	91,20	Courts.	0,42	0,42	1,4
Pigeon épervier	Geopelia striata, L.	51,90	Manquent.	»	»	»
Lagopède blanc........	Lagopus albus, Gm.	668	Longs.	73	72	15

Testacivores.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Outarde canepetière...	Otis tetrax, L.	838	Longs.	34	31	9,4
Huîtrier pie..........	Haematopus ostralegus, L.	524	Longs.	9,8	9,3	8,5
Foulque.............	Fulica atra, L.	517,70	Longs.	20	17,5	6,5
Œdicnème criard......	Œdicnemus scolopax, Gm.	438	Longs.	7,5	6,5	5,5
Bécasse..............	Scolopax rusticola, L.	335	Courts.	0,8	0,5	6,9
Barge commune.......	Limosa lapponica, L.	330,80	Courts.	1,5	1,1	3
Avocette.............	Recurvirostra avocetta, L.	293	Longs.	6,5	6	3,9
Poule d'eau..........	Gallinula chloropus, L.	282	Longs.	13	12,5	5,2
Courlis corlieu........	Numenius phaeopus, Lath.	232,60	Longs.	5,3	4	5
Grèbe castagneux......	Podicipes fluviatilis, Tunst.	212	Longs.	4	2,6	3,2
Chevalier combattant..	Pavoncella pugnax, L.	199	Longs.	5,8	5,5	3,5
Pluvier doré.........	Charadrius pluvialis, L.	191	Longs.	6	5,4	3,4
Barge rousse.........	Limosa baueri, Naum.	157,50	Courts.	0,95	0,8	2,5
Chevalier aboyeur.....	Totanus griseus, Briss.	117	Courts.	0,8	0,7	2,5
Bécasseau maubèche...	Tringa canatus, L.	103,50	Longs.	3,9	3,9	2,3
Chevalier gambette....	Totanus calidris, L.	88,10	Longs.	3,6	2,6	3
Râle d'eau...........	Rallus aquaticus, L.	84	Longs.	3,7	3,3	2,6
Chevalier à pieds verts.	Totanus stagnalis, Bechst.	77,85	Longs.	3	3	3
Bécot................	Lymnocryptes gallinula, L.	50,90	Longs.	2,6	2,5	2,3

Testacivores (*suite*).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Chevalier guignette....	Actitis hypoleuca, L.	42,90	Longs.	3	3	2,8
Bécasseau minule......	Tringa minuta, Leisl.	27,90	Longs.	1,5	1,5	1,8
Courlis cendré........	Numenius arcuatus, L.	855	Longs.	8	7,5	6
Chevalier cul blanc....	Totanus ochropus, L.	62,50	Longs.	4,5	4,3	3,5
Vanneau..............	Vanellus capella, Schaeff.	180	Longs.	6	5,3	6,6

Carnivores piscivores.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Marabout............	Leptoptilus crumeniferus, Less.	6 120	Courts (en doigt de gant)..	1,3	1,25	8
Cigogne blanche.......	Ciconia alba, Bechst.	3 438	Courts (—).	1,3	1,3	6
Héron cendré.........	Ardea cinerea, L.	1 938	Court (en forme de bourgeon).	»	1,5	5
Spatule..............	Platea leucorodia, L.	1 487	Courts (—).	0,7	0,6	4
Aigrette blanche.......	Herodias alba, L.	1 178	Court (—).	»	0,85	3,5
Héron pourpre........	Ardea purpurea, L.	878	Court (—).	»	1,3	7
Butor étoilé..........	Botaurus stellaris, L.	793,50	Court (—).	»	0,75	4,5
Héron bihoreau.......	Nycticorax griseus, L.	386	Conrt (—).	»	0,6	2,5
Héron crabier.........	Ardea ralloides, Scop.	181	Court (—).	»	0,3	2,5

Carnivores insectivores.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Grand-duc............	Bubo ignavus, Forst.	1 938	Longs.	13	13	10
Chouette hulotte......	Syrnium aluco, L.	491	Longs.	10,6	10,6	4
Chouette effraye.......	Strix flammea, L.	335	Longs.	5,5	5	2,5
Hihou moyen-duc.....	Asio otus, L.	282	Longs.	6	6	3,3
Chouette brachyote....	Asio accipitrum, Pall.	280	Longs.	7	6	3,9
Cbouette chevèche.....	Athene noctua, Scop.	150,50	Longs.	6,5	6	2,7

Frugivores.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Toucan...............	Ramphastus toco, Müll.	409,75	Manquent.	»	»	»
Cacatoès rosalbin......	Cacatua roseicapilla, Vieill.	200	Manquent.	»	»	»
Perruche à collier.....	Palaeornis torquata, Briss.	140,10	Manquent.	»	»	»
Perruche de Swaison..	Trichoglossus Novæ Hollandiæ, Gm.	136,30	Manquent.	»	»	»
Perruche bouton d'or..	Conurus auricapilla, Licht.	73,50	Manquent.	»	»	»
Calopsitte.............	Calopsitta Novæ Hollandiæ, Gm.	72,35	Manquent.	»	»	»
Perruche inséparable..	Agapornis pullaria, L.	34,65	Manquent.	»	»	»

Insectivores.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Pic-vert	Gecinus viridis, L.	194	Manquent.	»	»	»
Coucou	Cuculus canorus, L.	97	Longs.	4	3,2	2,3
Étourneau	Sturnus vulgaris, L.	85,40	Courts.	0,6	0,6	1,7
Engoulvent	Caprimulgus europæus, L.	70	Longs.	3,8	3,5	1,7
Huppe	Upupa epops, L.	70	Manquent.	»	»	»
Pic épeiche	Picus major, L.	68	Manquent.	»	»	»
Guépier	Merops apiaster, L.	66,50	Longs.	3	2,25	2
Martinet	Cypselus apus, L.	48	Manquent.	»	»	»
Carouge	Molothrus bornariensis, Gm.	47,85	Courts.	0,45	0,45	1,5
Alouette	Alauda arvensis, L.	39	Courts.	0,6	0,6	1,5
Pie-grièche	Lanius excubitor, L.	33,60	Courts.	0,2	0,2	1,5
Friquet	Passer montanus, L.	23	Courts.	0,23	0,23	1,3
Rossignol du Japon	Liothrix lutea, Scop.	22,30	Courts.	0,35	0,35	0,7
Bergeronnette grise	Motacilla alba, L.	22,25	Courts.	0,25	0,25	1,3
Cochevis	Galerida cristata, L.	20,80	Courts.	0,2	0,2	1
Fauvette d'hiver	Accentor modularis, L.	19,10	Courts.	0,175	0,175	0,9
Rouge-gorge	Erythacus rubecula, L.	17,35	Courts.	0,15	0,15	1
Fauvette à tête noire	Sylvia atricapilla, L,	16,25	Courts.	0,25	0,25	1
Hirondelle de fenêtre	Chelidon urbica, L.	16,23	Courts.	0,1	0,1	2

Insectivores (*Suite*).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Rossignol	Aedon luscinia, L.	15,70	Courts.	0,125	0,1	1,7
Mésange à tête bleue	Parus cæruleus, L.	12,40	Courts.	0,45	0,4	0,9
Gobe-mouche à collier.	Muscicapa collaris, Bechst.	10,30	Courts.	0,15	0,15	0,8
Troglodyte mignon	Anorthura troglodytes, L.	10,10	Courts.	0,15	0,15	0,9
Grimpereau	Certhia familiaris, L.	9,10	Courts.	0,125	0,125	0,6
Gobe-mouche noir	Muscicapa atricapilla, L.	8,80	Courts.	0,1	0,1	1
Pouillot fitis	Phylloscopus trochilus, L.	7,35	Courts.	0,1	0,1	0,5
Hirondelle de cheminée.	Hirundo rustica, L.	21	Courts.	0,4	0,4	1,1

Omnivores (Corbeaux).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Corneille	Corvus corone, L.	396,10	Courts.	1	1	2,5
Choucas	Colæus monedula, L.	218	Courts.	0,8	0,75	1
Geai	Garrulus glandarius, L.	164,50	Courts.	1,2	0,9	1,5
Pie	Pica ecaudata, L.	165	Courts.	0,5	0,5	1,5
Geai des Incas	Xanthoura yncas, Bodd.	71,30	Courts.	0,85	0,85	2,2

Granivores insectivores.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	POIDS.	FORME DES CÆCUMS.	LONGUEUR des cæcums.		DISTANCE des cæcums à l'ampoule rectale.
				Droit.	Gauche.	
		gr.		centim.	centim.	centim.
Merle draine........ ..	Turdus viscivorus, L.	115	Courts.	0,8	0,7	1,7
Merle noir............	Turdus merula, L.	76,10	Courts.	0,7	0,7	2,3
Merle mauvis.........	Turdus iliacus, L.	64	Courts.	0,45	0,45	1,2
Gros bec..............	Coccothraustes vulgaris, Pall.	43,66	Courts.	0,5	0,5	1
Bruant jaune..........	Emberiza citrinella, L.	24,40	Courts.	0,25	0,2	1,5
Pinson	Fringilla cœlebs, L.	23,60	Courts.	0,3	0,3	1,2
Pinson des Ardennes..	Fringilla montifringilla, L.	22,10	Courts.	0,2	0,2	1
Bouvreuil.............	Pyrrhula europæa, Vieill.	18,90	Courts.	0,2	0,2	0,9
Verdier...............	Ligurus chloris, L.	21,07	Courts.	0,2	0,15	1,5
Linot.................	Cannabina linota, Gm.	16,77	Courts.	0,1	0,1	0,6
Chardonneret.........	Carduelis elegans, Steph.	14,66	Courts.	0,075	0,075	1,4
Cini..................	Serinus meridionalis, Bonap.	11,55	Courts.	0,15	0,15	1,1
Tarin.................	Chrysomitris spinus, L.	11,40	Courts.	0,2	0,2	1
Grive musicienne......	Turdus musicus, L.	77	Courts.	0,7	0,7	2

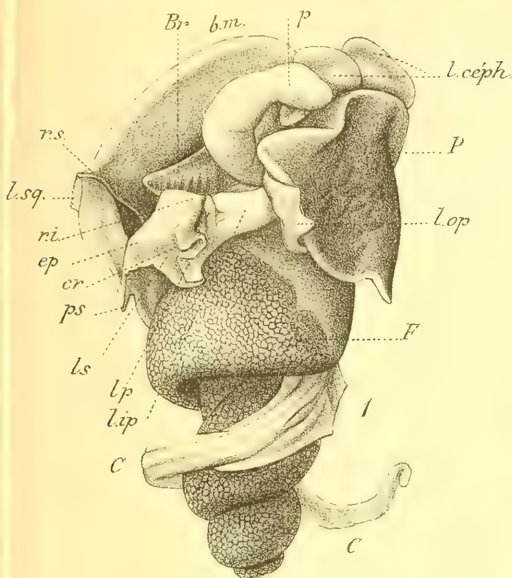
TABLE DES MATIÈRES

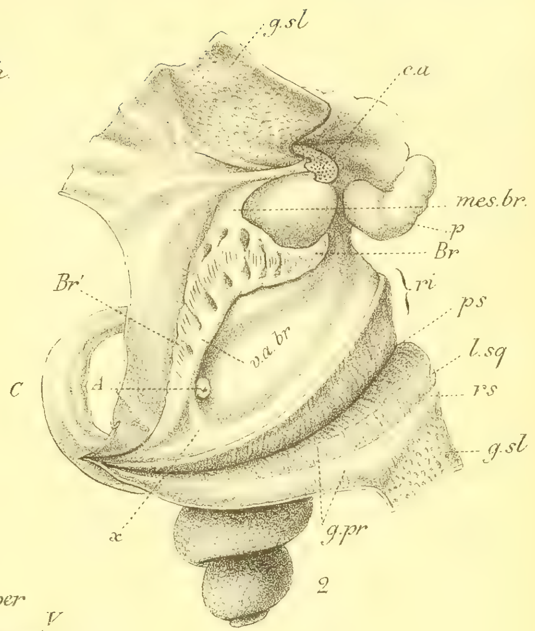
CONTENUES DANS CE VOLUME

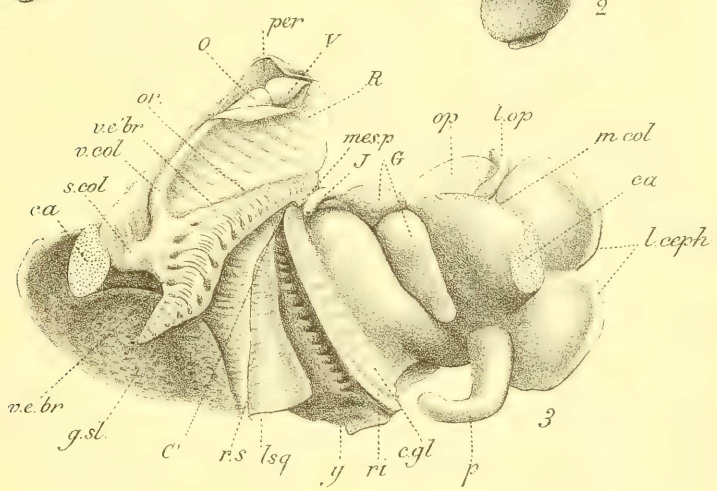
TABLE DES PLANCHES

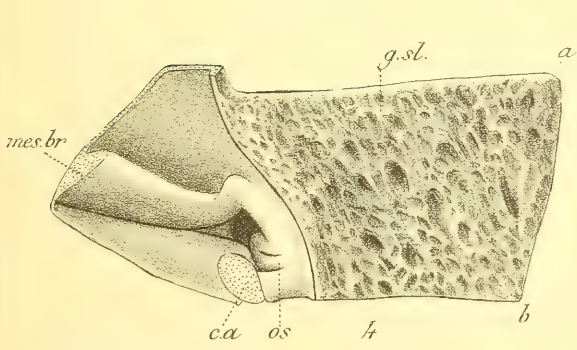
CONTENUES DANS CE VOLUME

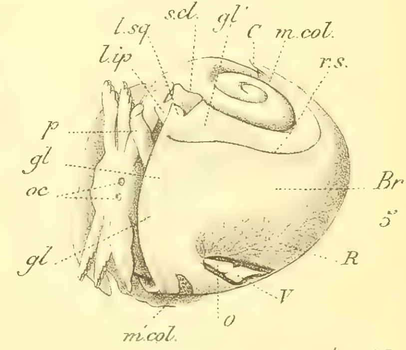
13328-11. — Corbeil. Imprimerie Crété.







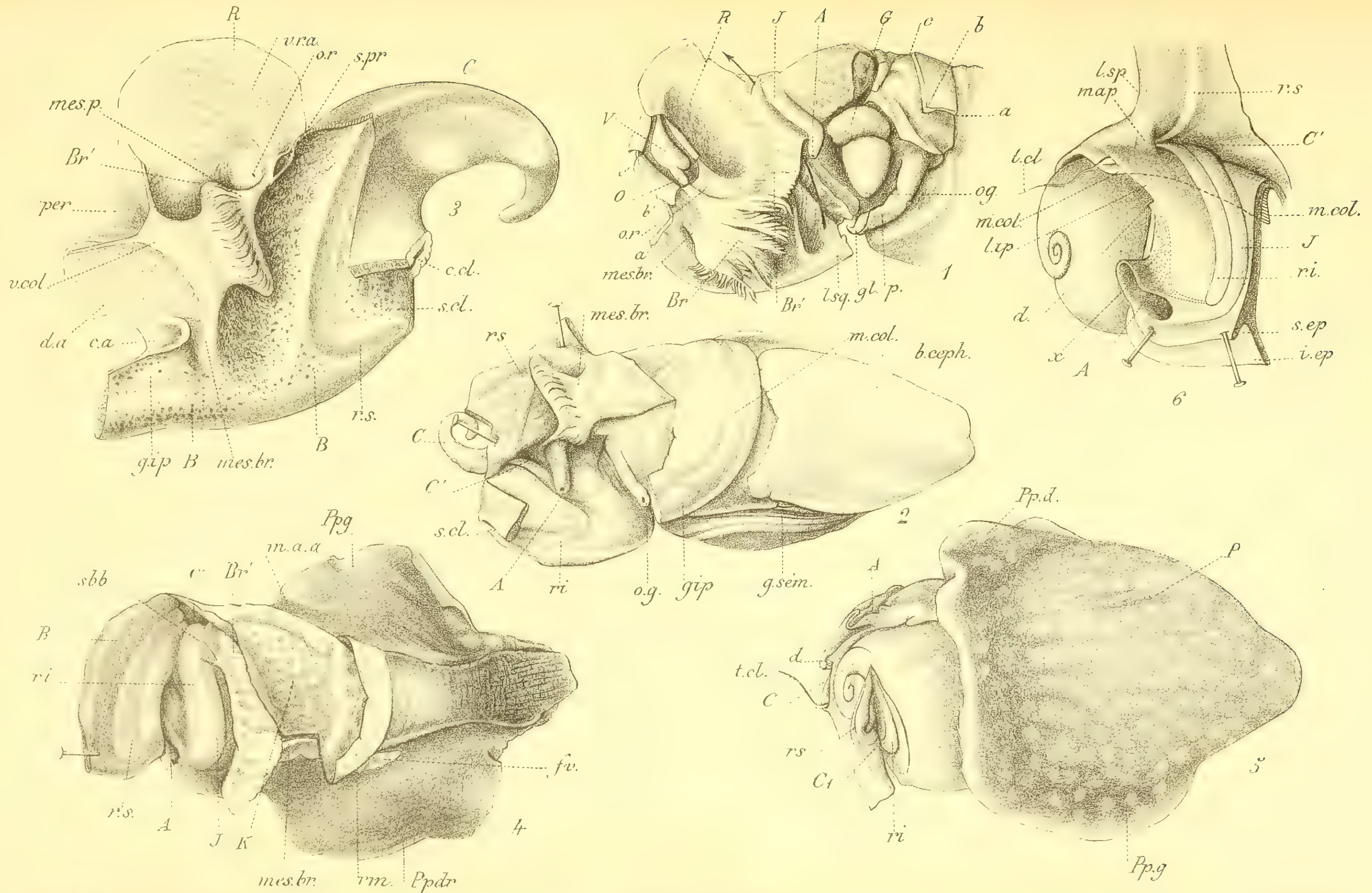




R. P. et H. F. auct. L. Devove del. Imp. L. Lafontaine, Paris. A. Bénard lith.

1-4. Acteon ; 5, Aplustrum.

Masson et Cie éditeurs



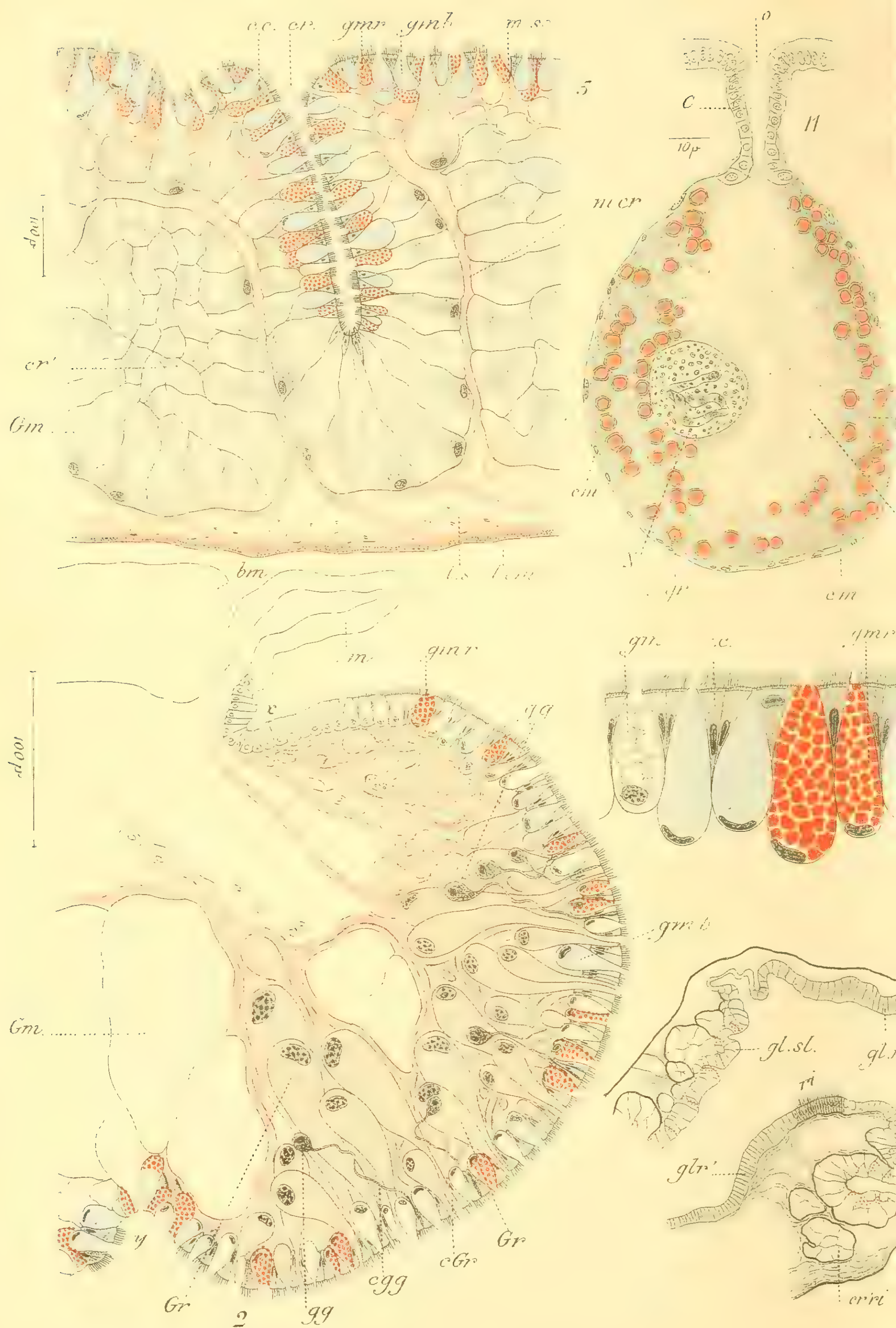
F. P. et H. F. auct. L. Devove del. Imp. L. Lafontaine, Paris. A. Bénard lith.

1. Aplustrum; 2, 3, Scaphander; 4-6, Acera.

Masson et Cie éditeurs

J. P. & H. F. auct. L. Decrove del.





R. Perrier et H. Fischer._L. Devove del.

1-9, Acteon tornatilis ; 10, Scapha

...er lignarius ; 11, Aplysia depilans.

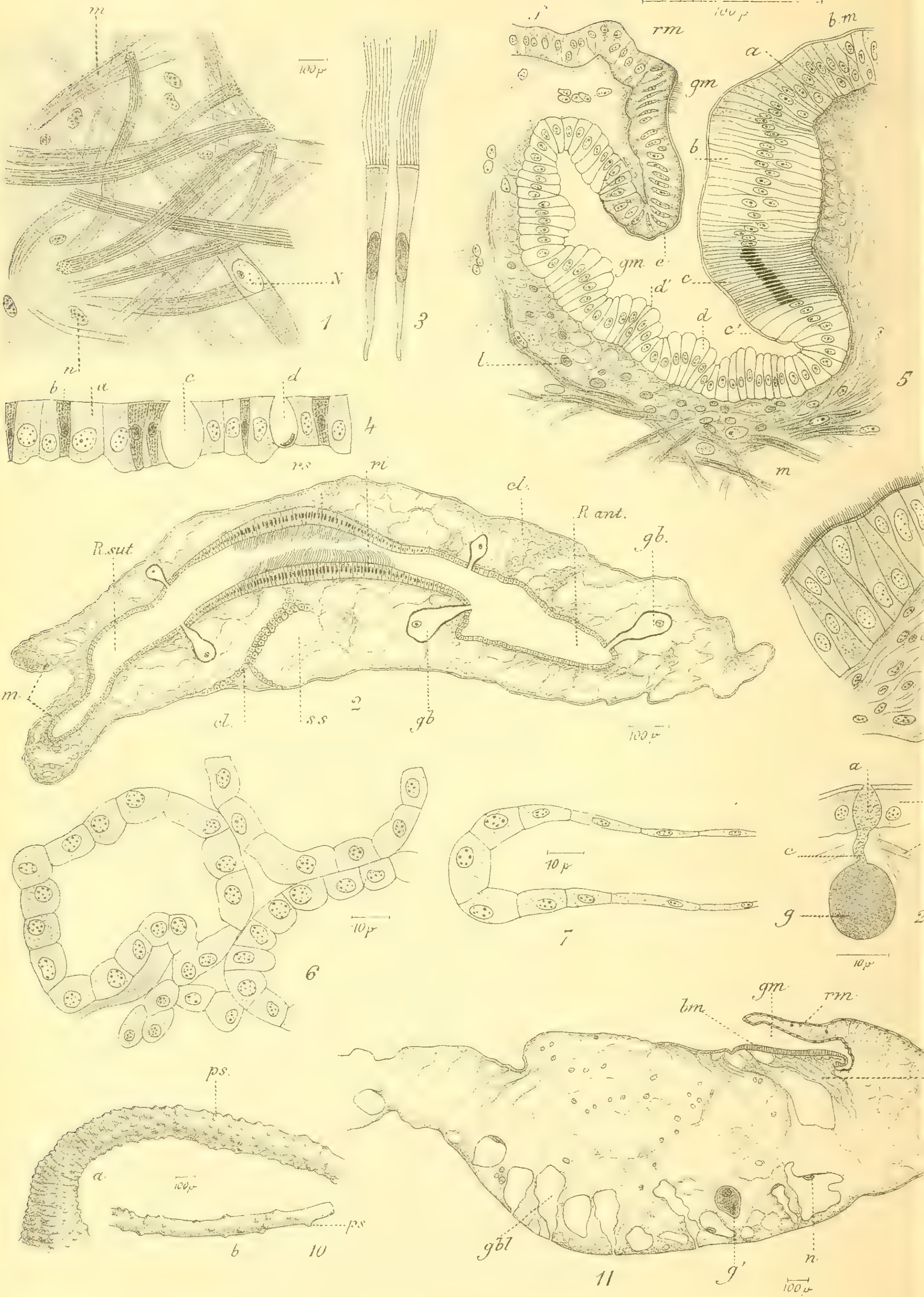
R. Perrier et H. Fischer. L. Devove del. Imp. L. Lafontaine, Paris. A. Bénard, lith.

1-9, *Acteon tornatilis* ; 10, *Scaphander lignarius* ; 11, *Aplysia depilans*.

R. P. et H. F. auct. L. Devove del. Imp. L. Lafontaine, Paris. A. Bénard lith.

Scaphander lignarius.

Masson et Cie éditeurs.



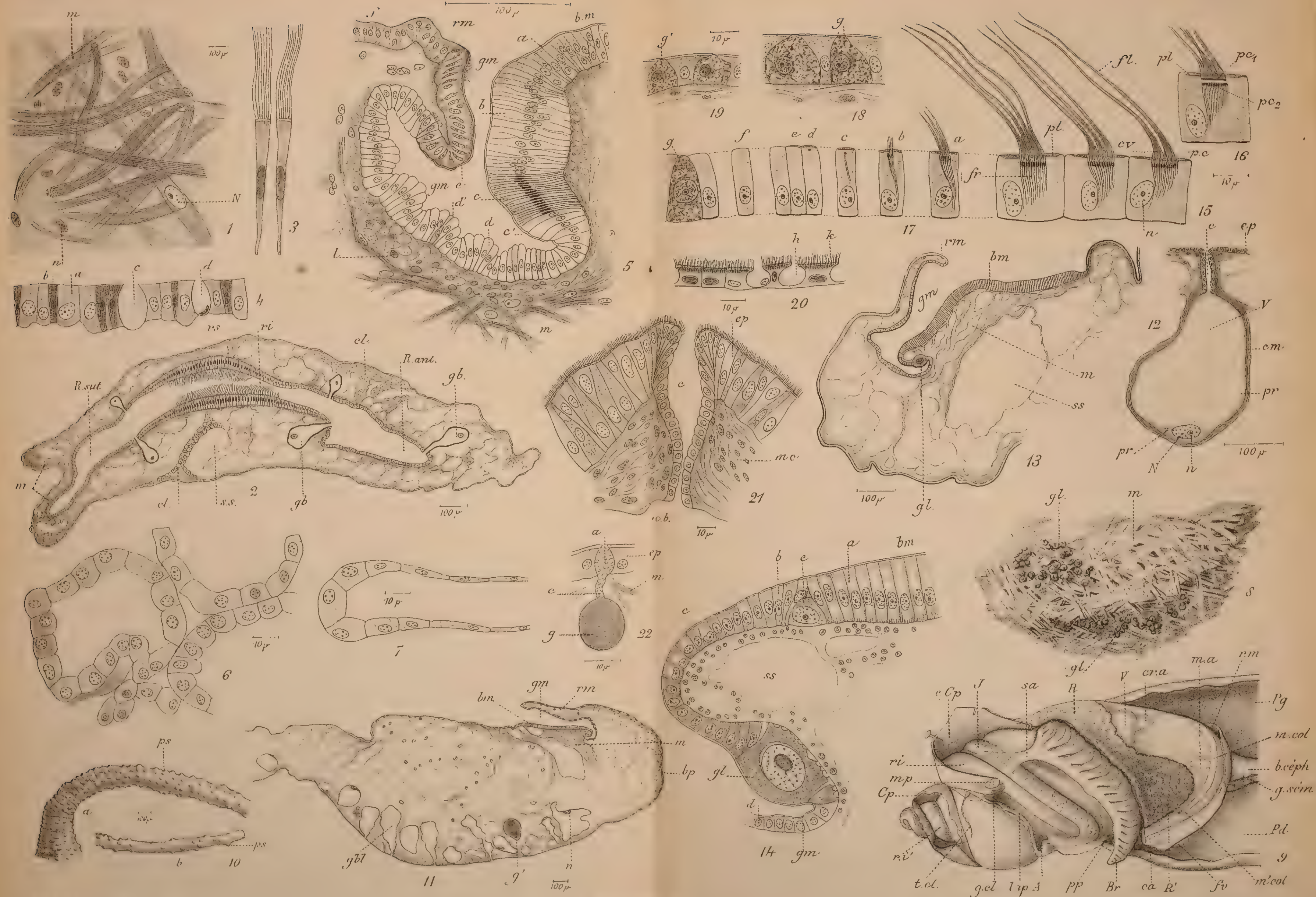
F. P. & H. F. auct.. L. Devove del.

Imp. L. Lafon

1-7, *Scaphander lignarius*; 8, *Aply.*

Paris. A. Bénard lith.

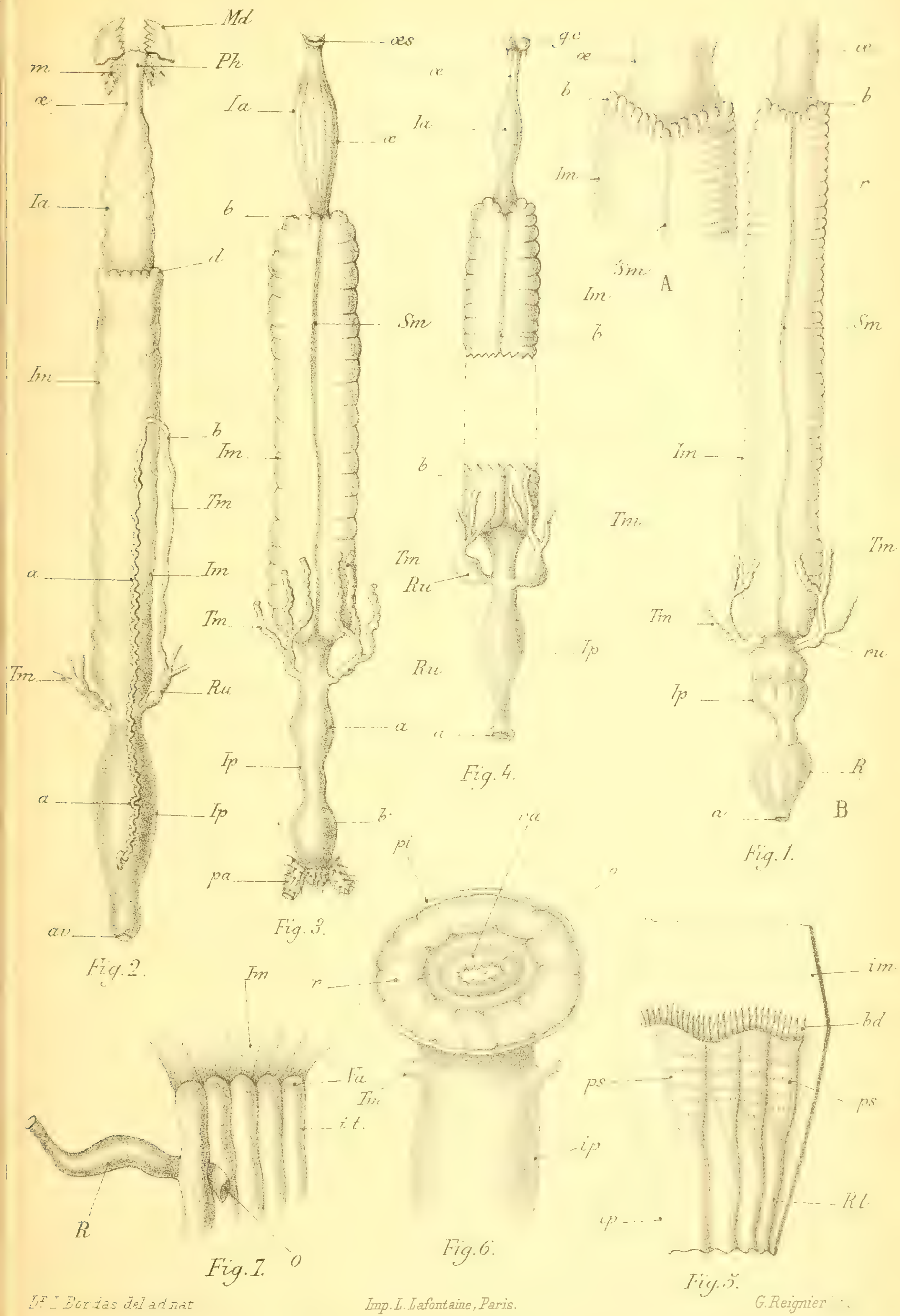
depilans ; 9_22, Acera bullata.



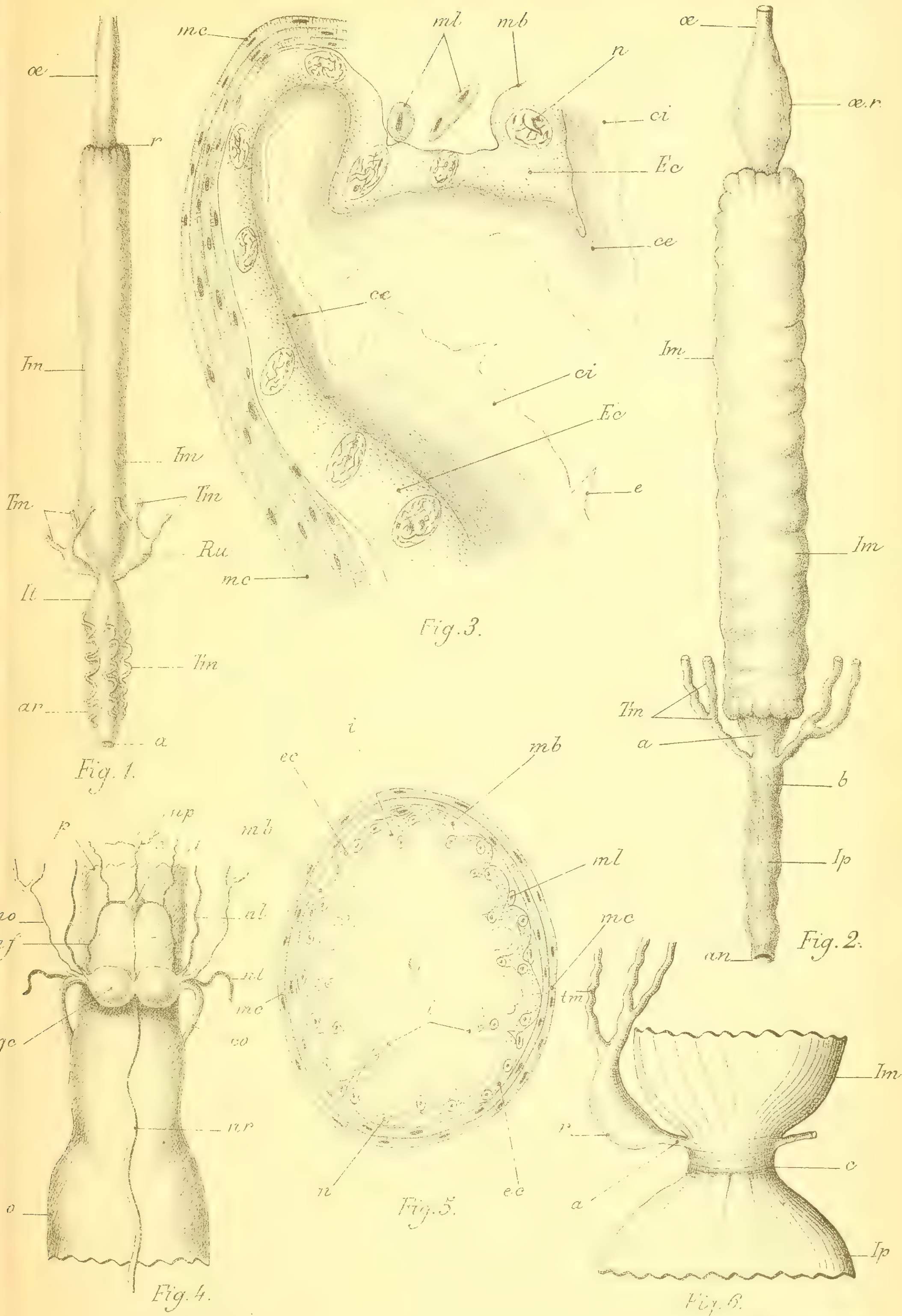
A. Bénard lith.

1_7, Scaphander lignarius; 8, Aplysia depilans; 9_22, Acera bullata.

Masson & Cie éditeurs



L'appareil digestif et les tubes de Malpighi des Chenilles de Sphingidæ, d'Arctiidæ, de Liparidæ, de Notodontidæ, de Nymphalidæ, etc.



Dr L. Bordas del. ad nat. Imp. L. Lafontaine, Paris.

Appareil digestif et Tubes de Malpighi des larves de Lépidoptères (Noctuidæ, Tortricidæ, Saturnidæ).

Masson et Cie éditeurs.

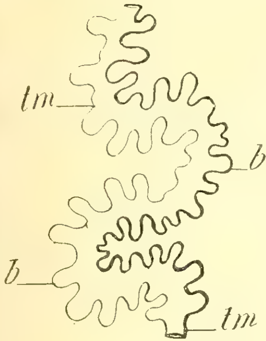


Fig. 3.

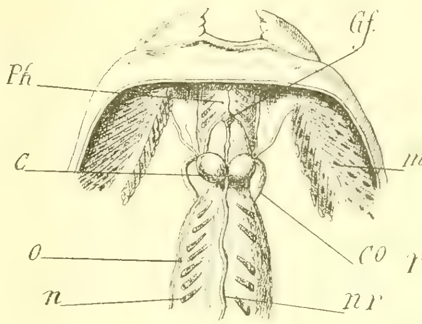


Fig. 1.

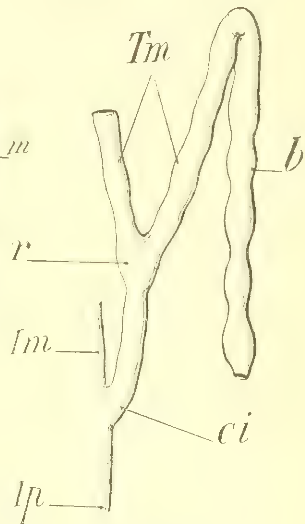


Fig. 4.

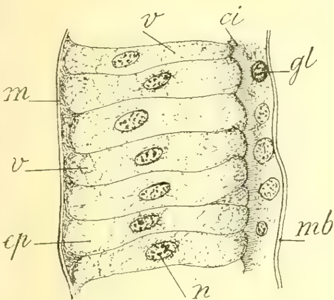


Fig. 6.

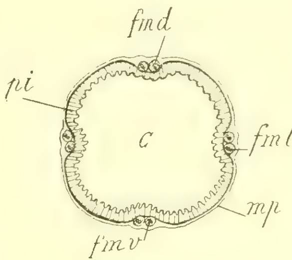


Fig. 2.

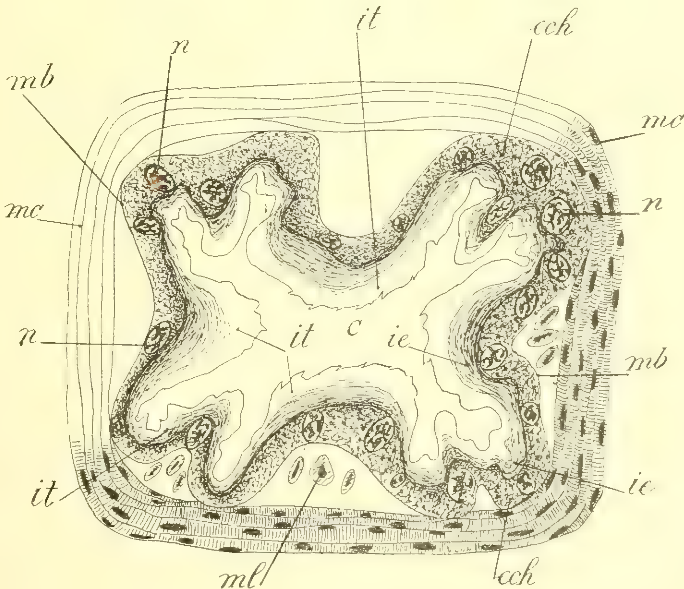


Fig. 5.

Dr L. Bordas del. ad nat.

Appareil digestif et tubes de Malpighi des Larves de Papillons
(*Saturnidæ, Sphingidæ, Tortricidæ, Arctiidæ*).

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

12524-11. — Corbeil. Imprimerie Crété.




SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01355 1841